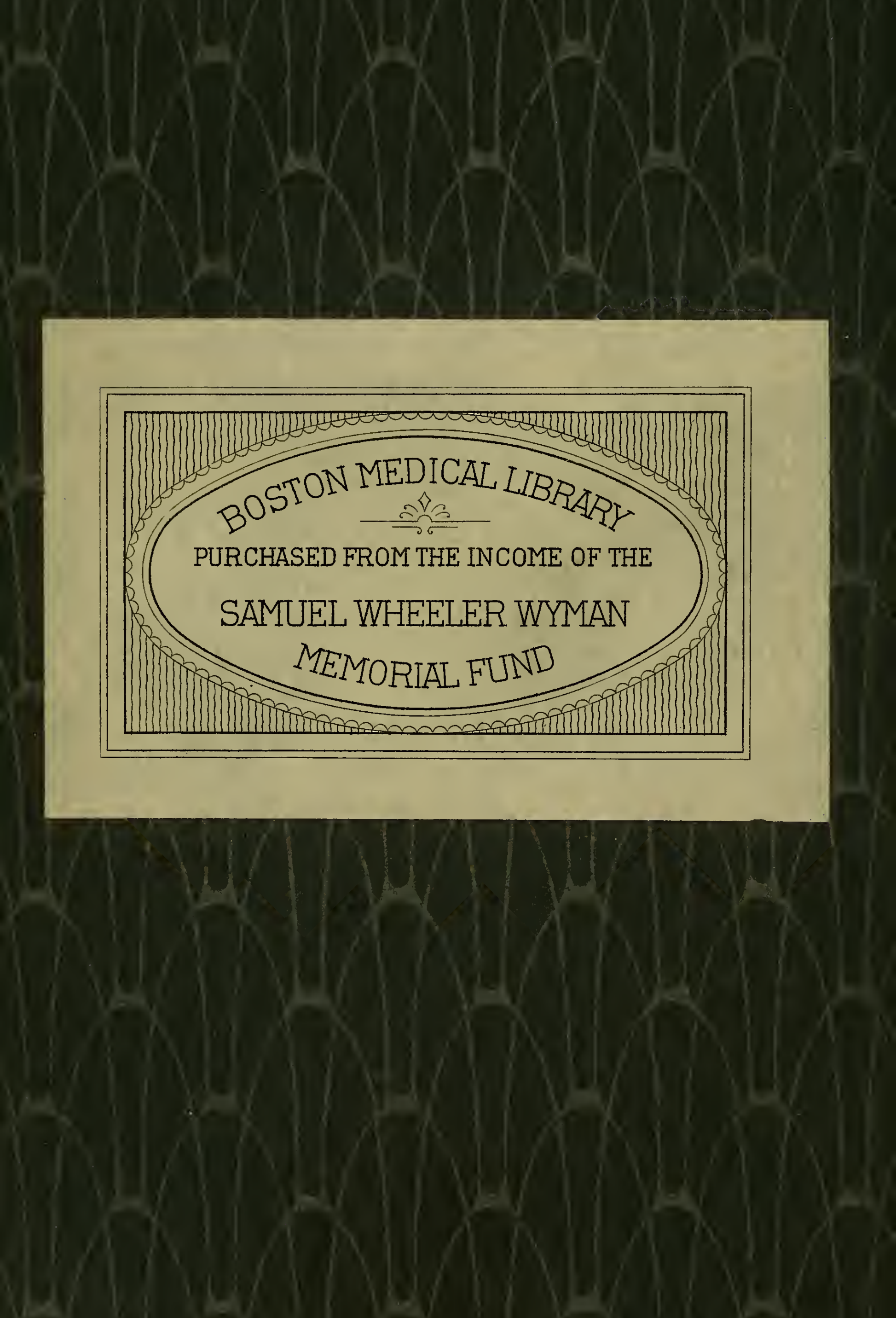
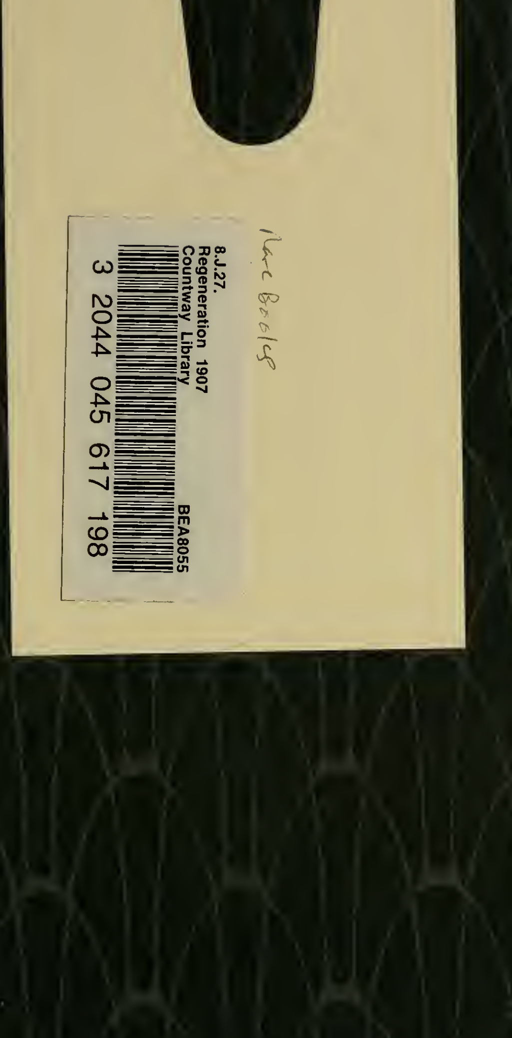
REGENERATION

VON

MORGAN-MOSZKOWSKI

Verlag
Wilhelm Engelmann Leipzig


BOSTON MEDICAL LIBRARY
PURCHASED FROM THE INCOME OF THE
SAMUEL WHEELER WYMAN
MEMORIAL FUND


8.J.27.
Regeneration 1907
Countway Library
BEA8055
3 2044 045 617 198



REGENERATION

THOMAS HUNT MORGAN

MIT GENEHMIGUNG DES VERFASSERS AUS
DEM ENGLISCHEN ÜBERSETZT UND IN
GEMEINSCHAFT MIT IHM VOLL-
STÄNDIG NEU BEARBEITET

VON

MAX MOSZKOWSKI

DEUTSCHE AUSGABE,
ZUGLEICH ZWEITE AUFLAGE DES ORIGINALS

MIT 77 TEXTFIGUREN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907


BOSTON MEDICAL
AUG 1918
LIBRARY

WILHELM ROUX

UND

HANS DRIESCH



Vorrede des Autors zur ersten englischen Ausgabe.

Den Grundstock zu dem vorliegenden Werke bilden fünf Vorträge, die ich im Januar 1900 über Regeneration und experimentelle Entwicklungsgeschichte an der Columbia-Universität zu New York gehalten habe. Die in diesen Vorträgen besprochenen Probleme sind weiter ausgebaut und der Text durch zahlreiche weitere Beispiele vermehrt worden. Die Fragen der Regeneration haben ja in den letzten Jahren einen immer größeren Kreis von Biologen beschäftigt, so daß heute schon eine recht ansehnliche Literatur darüber vorliegt. Namentlich haben die Regenerationserscheinungen am Ei und jungen Embryo das Interesse weiterer Kreise erregt. So ist gerade das Problem der Entwicklung isolierter Blastomeren zu einem der vielbesprochensten der experimentellen Entwicklungsgeschichte geworden. Und dieses Problem ist, wie alle neueren Arbeiten klar erkennen lassen, nur ein Spezialfall des allgemeinen großen Regenerationsproblems, so daß die Besprechung dieser Erscheinungen im Rahmen dieses Buches ohne weiteres gerechtfertigt zu sein scheint.

Weniger selbstverständlich mag es vielleicht erscheinen, daß ich die Hypothese vom präformierten Keimplasma, sowie die Theorie der Naturzüchtung in ihrem Zusammenhang mit den Fragen der Regeneration einer so scharfen Kritik unterzogen habe. Die außerordentliche Wichtigkeit der in Frage kommenden allgemeinen Anschauungen möge die Schärfe meines Angriffs entschuldigen.

Ganz persönlich bin ich davon überzeugt, daß viel wichtiger als die Ansicht, die ein Forscher über dieses oder jenes Spezialproblem hat, seine Stellungnahme zu den allgemeinen großen Fragen der Biologie als Wissenschaft ist. Eine derartige präzise Stellungnahme ist namentlich heute mehr wie je notwendig, wo wir oft nicht imstande sind zu entscheiden, ob ein Problem vom Standpunkte der Wissenschaft überhaupt noch berechtigt, bzw. ob die angewandten Methoden noch zulässig sind. Die leidige Angewohnheit, sich in endlosen und unbeweisbaren Spekulationen zu verlieren, hat uns leider gegen solche Hypothesen fast völlig abgestumpft, deren größter Wert darin liegt,

Vorrede des Autors zur ersten englischen Ausgabe.

Den Grundstock zu dem vorliegenden Werke bilden fünf Vorträge, die ich im Januar 1900 über Regeneration und experimentelle Entwicklungsgeschichte an der Columbia-Universität zu New York gehalten habe. Die in diesen Vorträgen besprochenen Probleme sind weiter ausgebaut und der Text durch zahlreiche weitere Beispiele vermehrt worden. Die Fragen der Regeneration haben ja in den letzten Jahren einen immer größeren Kreis von Biologen beschäftigt, so daß heute schon eine recht ansehnliche Literatur darüber vorliegt. Namentlich haben die Regenerationserscheinungen am Ei und jungen Embryo das Interesse weiterer Kreise erregt. So ist gerade das Problem der Entwicklung isolierter Blastomeren zu einem der vielbesprochensten der experimentellen Entwicklungsgeschichte geworden. Und dieses Problem ist, wie alle neueren Arbeiten klar erkennen lassen, nur ein Spezialfall des allgemeinen großen Regenerationsproblems, so daß die Besprechung dieser Erscheinungen im Rahmen dieses Buches ohne weiteres gerechtfertigt zu sein scheint.

Weniger selbstverständlich mag es vielleicht erscheinen, daß ich die Hypothese vom präformierten Keimplasma, sowie die Theorie der Naturzüchtung in ihrem Zusammenhang mit den Fragen der Regeneration einer so scharfen Kritik unterzogen habe. Die außerordentliche Wichtigkeit der in Frage kommenden allgemeinen Anschauungen möge die Schärfe meines Angriffs entschuldigen.

Ganz persönlich bin ich davon überzeugt, daß viel wichtiger als die Ansicht, die ein Forscher über dieses oder jenes Spezialproblem hat, seine Stellungnahme zu den allgemeinen großen Fragen der Biologie als Wissenschaft ist. Eine derartige präzise Stellungnahme ist namentlich heute mehr wie je notwendig, wo wir oft nicht imstande sind zu entscheiden, ob ein Problem vom Standpunkte der Wissenschaft überhaupt noch berechtigt, bzw. ob die angewandten Methoden noch zulässig sind. Die leidige Angewohnheit, sich in endlosen und unbeweisbaren Spekulationen zu verlieren, hat uns leider gegen solche Hypothesen fast völlig abgestumpft, deren größter Wert darin liegt,

daß sie beweisbar und dem Experiment direkt zugänglich sind. Indessen können diejenigen Forscher, die ihre Zeit und ihre Phantasie in solchen unfruchtbaren Spekulationen erschöpfen, nicht hoffen, sich auf die Dauer gegen den langsamen aber sicheren Fortschritt eines wirklich wissenschaftlichen und kritischen Erforschers der organischen Erscheinungen behaupten zu können. Die historische Betrachtungsweise, die sich uns bei so manchem unserer Probleme gewissermaßen aufdrängt und bei der ein experimentelles Zeugnis nicht beizubringen ist, ist vielleicht dafür verantwortlich, daß viele Fragen der Biologie von einem so unfruchtbaren Standpunkte aus betrachtet werden, wo oft die Phantasie an Stelle des Beweises treten muß. Gerade weil ich versucht habe, gegen eine Reihe dieser unkritischen Hypothesen energisch Front zu machen, glaube ich mit meinem Buche vielleicht mehr zu bringen, als ein bloßes Lehrbuch der Regeneration.

Bryn Mawr College, Pennsylvania,
June 11, 1901.

T. H. Morgan.

Vorrede zur zweiten, deutschen Auflage.

Es ist eine eigentümliche und oft konstatierte Erfahrungstatsache, daß Menschen und Meinungen, die in ihrer Jugend schwer um ihre Existenz zu ringen hatten, im Alter, wenn sie sich durchgesetzt haben und zu Macht und Würden gelangt sind, am intolerantesten sind. So ist es ganz allgemein mit der materialistischen Weltanschauung und speziell mit dem Darwinismus gegangen. Verfehmt und verschrieen, angefeindet und unterdrückt, hat er in langsamer, mühseliger Arbeit sich Bahn gebrochen. Nun, wo er die »offizielle« Zoologie fast unumschränkt beherrscht, duldet er keine anderen Götter neben sich. Es gibt Forscher, die eigentlich nur die historische Betrachtungsweise der organischen Welt als berechtigt anerkennen und ihre Aufgabe als erfüllt ansehen, wenn es ihnen gelungen ist, irgend einen historischen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen nachzuweisen. So ist es gekommen, daß gerade in Deutschland, dem eigentlichen Mutterlande der experimentellen Entwicklungsgeschichte, dieser wichtige, vielleicht allerwichtigste Zweig der Biologie vom akademischen Unterricht fast ganz ausgeschlossen ist oder doch wenigstens sehr stiefmütterlich behandelt wird. Anders ist es in Amerika. Hier sind die glänzendsten Vertreter der zoologischen Wissenschaft wie Wilson, Morgan, Harrison zugleich auch Vorkämpfer der experimentellen Entwicklungsgeschichte. Es ist also kein Zufall, daß das erste größere Handbuch über Regeneration gerade in Amerika erschienen ist. Gewiß findet auch in den großen Handbüchern von Korschelt-Heider und Hertwig die Lehre von den Restitutionen und die experimentelle Entwicklungsphysiologie ihre gebührende Würdigung. Doch besitzen wir außer der »Einführung« von Maaß, die zwar für ihre Zwecke ganz vorzüglich, aber eben doch nur eine Einführung ist, kein größeres aus dem Unterricht und für ihn entstandenes Lehrbuch unserer Wissenschaft. Dies zur Rechtfertigung meines Unternehmens, Morgans vorzügliches Werk in deutsche Sprache zu übertragen.

Zwei Namen sind es, die mit der Geschichte der Begründung unserer Wissenschaft untrennbar verknüpft sind: Wilhelm Roux und Hans

Driesch! Was man auch im einzelnen gegen die Spezialarbeiten der beiden Forscher einzuwenden hat, in dem, was sie gewollt haben, in den Wegen, die sie uns gewiesen und in den Methoden, die sie uns gelehrt haben, sind sie Bahnbrecher und Pfadfinder. Gewiß ist schon vor Roux experimentiert worden, aber erst Roux ist es gewesen, der erkannt hat, daß die alleinige Beobachtung des normalen Geschehens niemals eine eindeutige Erkenntnis der Gesetze der Entwicklung liefern könnte und der zielbewußt das Experiment dazu benutzte, um durch successive Elimination der einzelnen Faktoren die für die Entwicklung notwendigen herauszufinden. Und wie wir Roux die experimentelle Methode verdanken, so danken wir Driesch die analytisch-kritische. Driesch in erster Linie ist schuld daran, daß die uferlosen und unbeweisbaren Spekulationen, die eine Zeitlang in der Biologie so arg im Schwunge waren, gründlich entwertet worden sind. So scheint es denn billig, das erste größere Speziallehrbuch der experimentellen Entwicklungsgeschichte, das in deutscher Sprache erscheint, diesen beiden Männern zuzueignen!

Herr Professor Morgan hat mein Unternehmen in der liebenswürdigsten Weise unterstützt. Er hat uns sämtliche Klichees zur Verfügung gestellt, ferner hat er mir all die Zusätze und Verbesserungen, die er seit Erscheinen des englischen Werkes zu machen für nötig befunden hat, zur Benutzung überlassen. Er hat dann das Manuskript vor der Drucklegung durchgesehen und endlich auch noch während der Übersetzung eine Reihe neuer Werke mit eingearbeitet. Für diese freundliche und uneigennützige Hilfe auch an dieser Stelle meinen besten Dank! Eine Anzahl anderer neuerer Arbeiten habe ich mit Genehmigung des Autors selbst in den Text eingefügt. Es sind dies die Arbeiten von Bethe über Nervenregeneration, Torniers Vortrag über Regeneration auf dem internationalen Zoologenkongreß, seine Arbeit über Erzeugung überzähliger Becken bei Pelobates, Spemanns entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei, Schultz' atavistische Regeneration bei Flußkrebsen, Drieschs organische Regulationen, die verschiedenen Arbeiten von F. Kopsch, sämtliche Arbeiten über echte Regeneration im Pflanzenreich (Simon, Nemeç, Lopriore, Peters, Goebel usw.), die regenerativen Sproßbildungen bei Utricularien von Goebel, die bei Torenia und Passiflora von Winkler, die Arbeiten von Magnus und Goebel über Regeneration bei Pilzen, von Miehe und Winkler bei Algen, ferner einige eigenen neueren Arbeiten. Bei der großen Fülle entwicklungsphysiologischer Literatur, die im Literaturverzeichnis möglichst vollständig angegeben ist, ist es natürlich nicht möglich gewesen,

jede einzelne Arbeit zu berücksichtigen, doch hoffe ich, daß im großen und ganzen nichts Wesentliches übersehen und das Buch völlig auf die Höhe des heutigen Standes der Wissenschaft gebracht ist.

Zum Schluß noch einige Worte über das IV. Kapitel: Regeneration im Pflanzenreich. Der Übersetzer hat sich hier veranlaßt gesehen, einen ganzen Abschnitt neu einzufügen. Das Nähere findet der Leser in der Einleitung zu diesem Kapitel. Für die freundliche Unterstützung bei Abfassung dieses Zusatzes bin ich Herrn Privatdozent Dr. W. Magnus-Berlin und Herrn Dr. S. Simon-Leipzig, Assistent am pflanzenphysiologischen Institut, zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Grunewald bei Berlin
im Juli 1906.

Max Moszkowski.

Author's Preface to the German Translation.

Some three years ago when Dr. Moszkowski offered to translate my book on Regeneration, I gladly availed myself of the opportunity to make certain corrections, to alter and enlarge certain parts, and to bring the text up to date by adding those results of recent years that have made clearer certain problems of regeneration A regrettable but unavoidable delay of three years makes it necessary once more to bring the book up to date in order to include the latest results on the subject. This I have attempted to do, but I feel that I have only partially succeeded in this respect, and that some omissions may have been made, and that the results of these years have not been so closely welded to the original material as I should have wished. Nevertheless I trust that the main facts and theories have been included. My own views have changed in certain respects in regard to some theoretical questions of fundamental interest. I have attempted to give my conclusions at the end of the chapter dealing with the theories of regeneration, to which I would especially wish to invite the attention of those who may have read the first or English edition.

It gives me great pleasure to express my indebtedness to Dr. Moszkowski for the able and painstaking translation that he has made. Without altering the sense he has often, I think, succeeded in giving a more interesting and readable presentation of the facts than I had done.

I would also express my appreciation of the liberality of the firm of Herrn W. Engelmann for undertaking the publication of the translation.

August 1906.

Inhaltsverzeichnis.

I. Kapitel.

Allgemeine Einführung.

II. Kapitel.

Die äußeren Faktoren der Regeneration bei den Tieren.

III. Kapitel.

Die inneren Faktoren der Regeneration bei den Tieren.

IV. Kapitel.

Die Regeneration im Pflanzenreich.

V. Kapitel.

Regeneration und Ausgesetztheit.

VI. Kapitel.

Regeneration innerer Organe, Hypertrophie und Atrophie.

VII. Kapitel.

Physiologische Regeneration, Regeneration und Wachstum, Doppelbildung, unvollkommene Regeneration.

VIII. Kapitel.

Selbstteilung und Regeneration, Knospung und Regeneration, Autotomie, Theorien der Autotomie.

IX. Kapitel.

Pfropfung und Regeneration.

X. Kapitel.

Über die Herkunft der neuen Zellen und Gewebe.

XI. Kapitel.

Regeneration beim Ei und Embryo.

XII. Kapitel.

Entwicklungstheorien.

XIII. Kapitel.

Theorien der Regeneration.

XIV. Kapitel.

Allgemeine Betrachtungen und Schlußfolgerungen.

Literaturverzeichnis.



I. Kapitel.

Allgemeine Einführung.

Schon bei Aristoteles und Plinius finden wir einige Beispiele von Regeneration erwähnt. Indessen wurde erst durch die Aufsehen erregenden Beobachtungen und Experimente von Abraham Trembley die allgemeine Aufmerksamkeit der wissenschaftlichen Welt auf diesen Gegenstand gelenkt. Wie bei so vielen großen Entdeckungen spielt auch hier der Zufall eine gewisse Rolle. Trembley bekam einige Exemplare eines Süßwasserpolypen, Hydra, in die Hände, die ihm gänzlich unbekannt waren. Um nun zu sehen, ob es tierische oder pflanzliche Organismen wären, schnitt er einige derselben in Stücke. Es war ja eine nach dem damaligen Stande der Wissenschaft allgemein feststehende Tatsache, daß Teilstücke von Pflanzen eine neue Pflanze erzeugen könnten, Teilstücke von Tieren aber zugrunde gehen müßten. Es ergab sich nun, daß aus jedem Teilstück eines in zwei Stücke geschnittenen Polypen ein neuer Polyp entstand. Logischerweise hätte Trembley nun den neuen Organismus als eine Pflanze ansprechen müssen; aber aus anderen Beobachtungen, — aus der Art der Nahrungsaufnahme und der Bewegung — ergab sich mit unfehlbarer Sicherheit, daß es sich um einen tierischen Organismus handle. Damit hatte Trembley also festgestellt, daß die Fähigkeit, aus Teilstücken ein neues Individuum zu bilden, bei Tieren gerade so gut wie bei Pflanzen vorkommen könne. »Ich fühlte so recht deutlich,« sagt er, »daß die Natur viel zu groß und von uns viel zu wenig gekannt ist, als daß wir so leichthin aussagen könnten, diese oder jene Fähigkeit fehle der oder jener Klasse von Lebewesen.«

Trembley stellte seine Experimente im Jahre 1740 an und teilte seine interessanten Befunde sogleich einigen anderen Forschern brieflich mit. So geschah es, daß dieselben schon allgemein bekannt waren, bevor noch Trembleys ausführliche Arbeit im Jahre 1744 erschienen war. Ja, einige andere Gelehrte hatten seine Experimente sogar bereits nachgeprüft und bestätigt, auch auf andere Formen ausgedehnt und selbst ihre Berichte schon vor Trembley veröffentlicht, allerdings unter voller Anerkennung seiner Prioritätsrechte. So hatte Réaumur 1742 eine Anzahl von Spezies beschrieben, bei denen gleichfalls eine

mehr oder minder große Regenerationsfähigkeit vorhanden war. Auch Bonnet beschrieb 1745 einige Versuche, die er während der vergangenen vier Jahre angestellt hatte. Durch diese Versuche war das Interesse weitester Kreise erregt worden. Man untersuchte die allerverschiedensten Formen auf ihr Regenerationsvermögen. Die wichtigsten der neu gemachten Entdeckungen sind jedoch die von Spallanzani, die er im Jahre 1786 in seinem Prodromo veröffentlichte.

Trembley hatte nun noch des Weiteren gefunden, daß die Regeneration einer in zwei Stücke zerschnittenen Hydra in warmem Wasser rascher erfolgte als in kaltem. Auch wenn er die Polypen in drei oder vier Stücke zerschnitt, erwiesen sich die einzelnen Stücke befähigt, jedes einen neuen Polypen zu erzeugen. Wurden diese neuen Hydren dann bis zur vollen Größe herangefüttert, und darauf wieder zerschnitten, so erzeugte jedes Teilstück abermals einen neuen Polypen. Diese so regenerierten Tiere wurden manchmal bis zu zwei Jahren am Leben erhalten und unterschieden sich in keiner Weise von normalen Individuen.

Trembley schnitt dann nur das vordere Ende, den Kopf mit den Tentakeln, ab, und auch dieses erzeugte einen neuen Polypen. Wenn er eine Hydra der Länge nach in zwei Teile zerschnitt, so rollten sich die Wundränder zusammen, vereinigten sich, und in längstens einer Stunde wurde so die charakteristische Form des Tieres wieder hergestellt. An dem so regenerierten Tiere konnten dann später auch neue Individuen hervorsprossen. Auch wenn eine Hydra der Länge nach in vier Teile gespalten wird, kann jedes Teilstück einen neuen Polypen erzeugen. Wenn man nur den Kopf einer Hydra spaltet und in Zusammenhang mit dem Stamm läßt, so erzeugt jede Hälfte einen neuen Kopf, so daß eine zweiköpfige Hydra entsteht. Wird jeder von den zwei Köpfen wieder gespalten, so entsteht ein vierköpfiges Tier, und werden auch diese abermals längs zerschnitten, so entsteht ein achtköpfiges Individuum. Fig. 1, *A* stellt ein siebenköpfiges auf diese Weise erzeugtes Tier dar. Jeder Kopf verhält sich wie ein besonderes Individuum, aber alle bleiben auf demselben Stamm vereint. Spaltet man das Fußende einer Hydra, so entsteht ein Polyp mit zwei Stielen.

Eins der genialsten und am meisten berühmt gewordenen Experimente Trembleys ist folgendes: Er stülpte das Tier um, so daß die Innenseite nach außen kam (Fig. 1, *B*, 1 und 2). Der Polyp ist dann bestrebt, sich wieder zurückzudrehen. Trembley versuchte diese Rückdrehung dadurch zu verhindern, daß er eine feine Borste durch den Körper des Tieres steckte. Er glaubte auf diese Weise zu erreichen, daß das Entoderm außen liegen bleiben und das Ektoderm die Auskleidung der neuen Gastralhöhle übernehmen würde. Jedes Blatt würde dann, meinte er, seinen ursprünglichen Charakter aufgeben und den des anderen Blattes annehmen. Die Einzelheiten dieses Experimentes sollen

in einem anderen Kapitel beschrieben werden, zugleich mit einigen anderen Experimenten, welche den Vorgang allerdings in einem völlig anderen Lichte erscheinen lassen.

Réaumur wiederholte Trembleys Experimente mit gleichem Erfolge. Fernerhin fand er, daß einigen Würmern des süßen Wassers, und selbst auch Landbewohnern, wie dem Regenwurm, gleichfalls die Fähigkeit der Regeneration in hohem Maße zukäme. Auf seine Anregung untersuchten zwei andere Forscher[1]) einige Salzwasserpolypen und Seesterne. Sie kamen zu dem Resultat, daß höchstwahrscheinlich auch diese Formen ein bedeutendes Regenerationsvermögen besitzen. Réaumur stellte die These auf, daß solche Tiere das größte Regenerationsvermögen hätten, die am zerbrechlichsten und darum äußeren Verletzungen am leichtesten ausgesetzt wären.

Bonnets Experimente wurden an einigen Formen von Süßwasserwürmern angestellt, von denen eine das Annelid *Lumbriculus* gewesen zu sein scheint. Seine ersten Experimente lehrten, daß ein in zwei Teile zerschnittener Wurm am Vorderende des ursprünglichen Schwanzteiles einen neuen Kopf, und am Hinterende des Kopfstückes einen neuen Schwanz bildete. Schnitt er den Wurm in drei, vier, acht, zehn, ja selbst vierzehn Teile, so bildete jedes Stück einen neuen Wurm, indem an seinem Hinterende je ein neuer Schwanz, an seinem Vorderende je ein neuer Kopf hervorwuchs (Fig. 1, *G*, *G'*). Das Wachstum dieses neuen Kopfes blieb allemal auf wenige Segmente beschränkt, der Schwanz dagegen wuchs immer weiter, indem dicht vor dem Endstück, welches die Analöffnung enthielt, immer neue Segmente eingeschoben wurden. Im Sommer dauert die Regeneration eines neuen Stückes zwei bis drei Tage, im Winter zehn bis zwölf. Natürlich ist an dieser Verzögerung nicht die Jahreszeit als solche, sondern vielmehr die niedrigere Temperatur schuld. Auch bei diesem Tier wächst nach Bonnets Befunden der Kopf ein zweites Mal wieder nach, wenn das Regenerat abgeschnitten wird, ebenso ein dritter Kopf, nach Entfernung des zweiten. In einem Falle wiederholte die Regeneration sich achtmal, beim neunten Male erschien nur ein knospenförmiger Auswuchs, kein neuer Kopf. Bei einem anderen Experiment regenerierte der Kopf noch öfter, indessen nie mehr als zwölfmal. Bonnet stellte die Behauptung auf, daß ein Körperteil ebenso oft regeneriert werden könnte, als er unter natürlichen Bedingungen Verwundungen ausgesetzt sei. Fernerhin ergab sich aus den Experimenten dieses Forschers, daß sehr kleine Stücke vom Vorder- oder Hinterende keine regenerativen Potenzen mehr besitzen, sondern nach kurzer Zeit sterben. Gelegentlich bildeten sich zwei Köpfe am Vorderende eines Stückes, manchmal auch zwei Schwänze am Hinterende (Fig. 1, *E*).

[1]) Guettard und Gérard de Villars. Bernard de Jussieu fand gleichfalls Regenerationsvermögen beim Seestern.

Eine andere Art von Süßwasserwurm[1]) lieferte ein ganz besonders interessantes Resultat. Wenn dieser Wurm in zwei Stücke geschnitten wurde, erzeugte das hintere Ende an seiner vorderen Schnittfläche nicht einen neuen Kopf, sondern einen neuen Schwanz; auf diese Weise

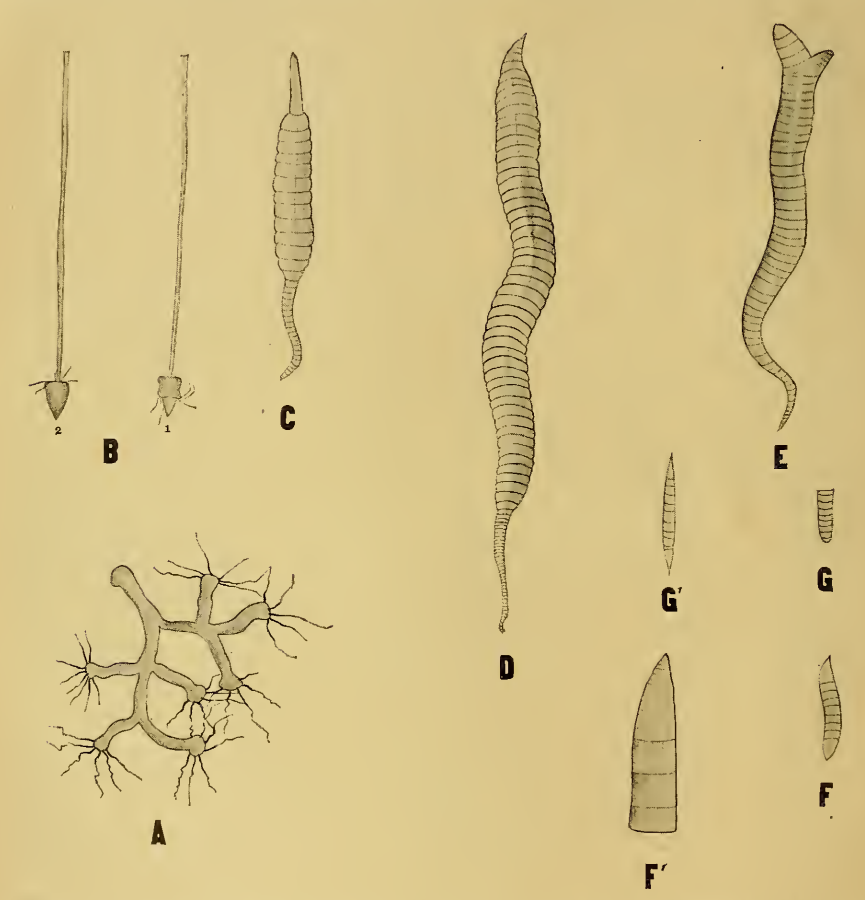


Fig. 1. *A—B* nach Trembley. *C—G'* nach Bonnet. *A* siebenköpfige Hydra, die durch Längsspaltung des Kopfendes erzeugt wurde. *B* zeigt, wie eine Hydra umgestülpt und mittels einer Borste in dieser Lage fixiert wird: 1. Durchzug des Fußes durch den Mund; 2. die beendete Umkremplung. *C* Mittelstück eines in drei Teile zerschnittenen Regenwurms mit neu regeneriertem Kopf und Schwanz. *D* Vorderende eines Regenwurms mit frisch regeneriertem, noch sehr kümmerlichem Schwanz. *E* hinteres Drittel eines Wurmes (Lumbriculus) mit zwei regenerierten Köpfen. *F* Mittelstück eines in drei Teile zerschnittenen Wurmes (von einer anderen Art), das an jeder Schnittfläche einen neuen Schwanz regeneriert. *F'* das Vorderende desselben (Schwanz) bei stärkerer Vergrößerung. *G* ein sehr kleines Teilstück eines Wurmes. *G'* dasselbe mit regeneriertem Kopf und Schwanz.

[1]) Ein Annelid, Spezies unbekannt.

entstand ein Individuum, das sich aus zwei in entgegengesetztem Sinne gerichteten Schwänzen zusammensetzte, wie das Fig. 1, *F*, *F'* zeigt.

Spallanzani hat eine große Reihe von Experimenten an den verschiedensten Tieren angestellt, aber unglücklicherweise ist die ausführliche Arbeit nie erschienen, wir besitzen nur den oben erwähnten vorläufigen Bericht in seinem Prodromo (1786). Vor allem machte er eine große Anzahl von Experimenten an verschiedenen Arten von Regenwürmern. Er gibt an, daß ein in zwei Teile geschnittener Wurm zwei neue Würmer aus sich hervorgehen läßt. Wenigstens erzeugt das vordere Ende einen neuen Schwanz, welcher in die Länge wächst und schließlich den hinteren Teil des Körpers völlig ersetzt; das hintere Stück kann freilich nur einen kurzen Kopf hervorbringen, voll kann es den Verlust niemals ersetzen. Ein kurzes Stück vom Vorderende besitzt keine regenerativen Potenzen. Nur bei einer einzigen Spezies, die sich in dieser Hinsicht von allen anderen unterscheidet, kann ein kurzes Stück der vorderen Körperhälfte an seinem hinteren Ende einen neuen Schwanz erzeugen.[1]) Wenn Spallanzani ein zu großes Stück der vorderen Körperhälfte abschnitt, so wurde die Regeneration des neuen Kopfes beträchtlich verzögert, bei manchen Formen sogar ganz unterdrückt. Wurde ein regenerierter Kopf wieder abgeschnitten, so wurde er alsbald wieder ersetzt, und das wiederholte sich in einem Falle fünfmal. Wurde nur ein Teil eines frisch regenerierten Kopfes abgeschnitten, so wurde der Verlust umgehend wieder ersetzt. Wird das Regenerat noch einmal weggeschnitten, so wächst es abermals wieder. Wird ein Wurm längs gespalten, so gehen beide Teilstücke zugrunde. Wird nur ein kleines Stück durch einen Längsschnitt abgetrennt, so wächst es wieder.[2]) Einige Zeitgenossen Spallanzanis haben ebenfalls am Regenwurm experimentiert.[3])

Bei Kaulquappen fand Spallanzani, daß dieselben ihren Schwanz regenerieren können. Wird ein Teil des Regenerates wieder abgeschnitten, so wird der Verlust von dem zurückgebliebenen Stück aus wieder ersetzt. Ältere Quappen regenerieren langsamer als jüngere. Wird eine Quappe nicht gefüttert, so hört sie zwar auf zu wachsen, büßt ihre Regenerationsfähigkeit deshalb aber nicht ein.[4]) Auch Tritonen bilden einen neuen Schwanz, ja erzeugen selbst neue Wirbel. Wird einem Triton ein Bein abgeschnitten, so wächst es wieder, werden alle viere zu gleicher Zeit abgeschnitten, so wachsen alle viere wieder.

---

[1]) Diese Behauptung Spallanzanis habe ich 1899 falsch gedeutet, ich nahm damals an, er habe zweischwänzige Formen erhalten, ähnlich wie Bonnet.

[2]) Diese Behauptung Spallanzanis ist nicht über allen Zweifel erhaben; in einem Briefe an Bonnet bestreitet er, daß Derartiges beim Regenwurm vorkäme.

[3]) Spallanzani berichtet über die Arbeiten von Ginnani, Vandelli, Vallisneri.

[4]) Er fand ferner, daß die Kaulquappen des Frosches und zweier Krötenarten auch ihre Beine regenerieren konnten.

Wird das Bein aber ganz nahe am Körper abgeschnitten, so erfolgt nur eine recht unvollkommene Regeneration. Diese Fähigkeit der Regeneration der Beine ist sämtlichen Formen der Molche eigen, am größten ist sie jedoch in jugendlichem Alter. Bei ausgewachsenen Tieren besitzen die kleineren Formen ein größeres Regenerationsvermögen als die größeren. Sonderbarerweise fand er, daß abgeschnittene Finger oder Zehen langsamer regenerierten, als ganze Extremitäten. Wurden einem Triton auf der einen Seite die Finger, auf der anderen Seite ein ganzes Bein abgeschnitten, so war auf dieser Seite ebenso rasch ein neues Bein erzeugt, wie auf der anderen Seite die neuen Finger. Immerhin vergeht bei manchen Formen oft über ein Jahr, ehe die Regeneration eines abgeschnittenen Beines vollständig beendet ist. Läßt man ein Tier nach der Amputation des Beines zwei Monate lang hungern, so wird hierdurch die Regeneration gegenüber einem anderen Tier, das während dieser Zeit gefressen hat, nicht verzögert. Läßt man ein Tier noch länger hungern, so nimmt es zwar beträchtlich an Größe ab, die Regeneration des Beines wird aber hierdurch nicht gestört. Gelegentlich werden auch mehr Zehen oder auch weniger, als normal regeneriert, aber in der Regel erhält das Vorderbein seine vier Zehen, das Hinterbein seine ihm zukommenden fünf.

In einem Versuche wurden alle vier Beine und der Schwanz während der drei Sommermonate sechsmal abgeschnitten und wieder ersetzt. Spallanzani rechnet aus, daß auf diese Weise 647 neue Knochen gebildet werden mußten. Die Regeneration der neuen Gliedmaßen erfolgte das letztemal ebenso rasch, wie das erstemal. Auch Ober- und Unterkiefer von Molchen wurden in Spallanzanis Experimenten regeneriert.

Wenn bei einer Land- oder Wasserschnecke die Fühler abgeschnitten wurden, so wurden sie wieder erneuert, ja, Spallanzani fand, daß selbst der ganze Kopf wieder ersetzt werden konnte. Auch andere Körperteile der Schnecke, wie der Fuß und der Mantel, können regeneriert werden. Der Kopf der Landschnecken wird nicht so leicht regeneriert wie der der Wasserschnecken.[1]

Diese mit Recht so berühmt gewordenen Experimente von Trembley, Réaumur, Bonnet und Spallanzani bilden die Grundlage für alle späteren Arbeiten. Gewiß ist in der Folgezeit so manche neue Tatsache entdeckt worden, gewiß sind wir in vielen Fällen tiefer in das Wesen der Erscheinungen der Regeneration eingedrungen, aber viele der allerwichtigsten Tatsachen sind unserer Erkenntnis schon durch die Arbeit dieser vier Männer erschlossen worden.

---

[1] Später untersuchte auch Bonnet die Regeneration des Schneckenkopfes und des Tritonbeines. Oeuvres, Volume XI, 1781.

Einige weitere typische Beispiele von Regeneration.

Unter dem Ausdruck »Regeneration« versteht man heutzutage eine ganze Reihe der verschiedensten Erscheinungen. Um daher dem Leser erst einmal einen allgemeinen Überblick über den Gegenstand zu verschaffen, halten wir es für nützlich, in folgendem noch einige typische Beispiele von Regenerationsvorgängen zu geben.

Sehr geeignet, uns über einige charakteristische Arten der Erneuerung in Verlust geratener Organe zu orientieren, ist die Regeneration der verschiedenen Organe von Triton. Wenn der Fuß allein abgeschnitten wird, wird ein neuer Fuß regeneriert; wird mehr als der Fuß entfernt, so wird genau soviel ersetzt, wie fehlt. Führt man also den Schnitt durch den Unterschenkel, so wird der Fuß und das entsprechende Stück vom Unterschenkel wieder ersetzt; legt man den Schnitt durch den Oberschenkel, so wird der Fuß, der Unterschenkel und das, was vom Oberschenkel abgeschnitten war, regeneriert. Das Regenerat ist zuerst kleiner als das ursprüngliche Glied, enthält aber bereits alle für das Bein charakteristischen Elemente. Nach und nach wächst es heran, bis es ebenso groß geworden ist, wie das gegenüberliegende Bein.

Auch noch andere Teile des Tritonkörpers besitzen dieses große Regenerationsvermögen. Wird ein Teil des Schwanzes abgeschnitten, so wächst genau das, was abgeschnitten worden war, wieder nach. Wird ein Stück vom Ober- oder Unterkiefer entfernt, so bildet es sich wieder; schneidet man einen Teil des Auges heraus, so kann dieser Teil von dem aus, was zurückgeblieben ist, regenerieren. Wenn man aber das ganze Auge exstirpiert, oder das Bein zusamt dem Schulter- bzw. Beckengürtel reseziert, so findet keinerlei Neubildung statt.

Bei den höheren Vertebraten ist die Regenerationsfähigkeit weit mehr beschränkt. Eidechsen können z. B. noch ihren Schwanz, aber nicht mehr ihre Beine regenerieren. Hunde dagegen können weder den Schwanz noch die Beine wieder bilden.

Wir haben oben gesehen, daß die frisch regenerierte Extremität beim Triton zwar zuerst kleiner ist als die normale, nichtsdestoweniger aber alle charakteristischen Elemente besitzt. Gleiches finden wir auch bei anderen Formen. Da dieses Verhalten des Regenerates in theoretischer Hinsicht großes Interesse beansprucht, so wollen wir noch einige weitere Beispiele anführen.

Schneidet man bei einem Fisch mit zweilappigem Schwanz diesen nahe der Basis ab, wie das Fig. 40, *G* zeigt, so bildet sich an dem Schnittende zuerst ein schmaler Streifen von neuem Materiale. Bald aber beginnt das Regenerat an den beiden Endpunkten rascher zu wachsen als in der Mitte (Fig. 40, *H*). Auf diese Weise wird ein neuer Schwanz gebildet, der, obgleich noch sehr kurz, doch schon die charak-

teristische, zweilappige Form besitzt. Der springende Punkt bei dem ganzen Vorgang ist, daß das Regenerat nicht von vornherein gleichmäßig bis zur Höhe der ursprünglichen Gabelung wächst, um erst von dort aus die beiden Lappen zu bilden, sondern daß die beiden Punkte

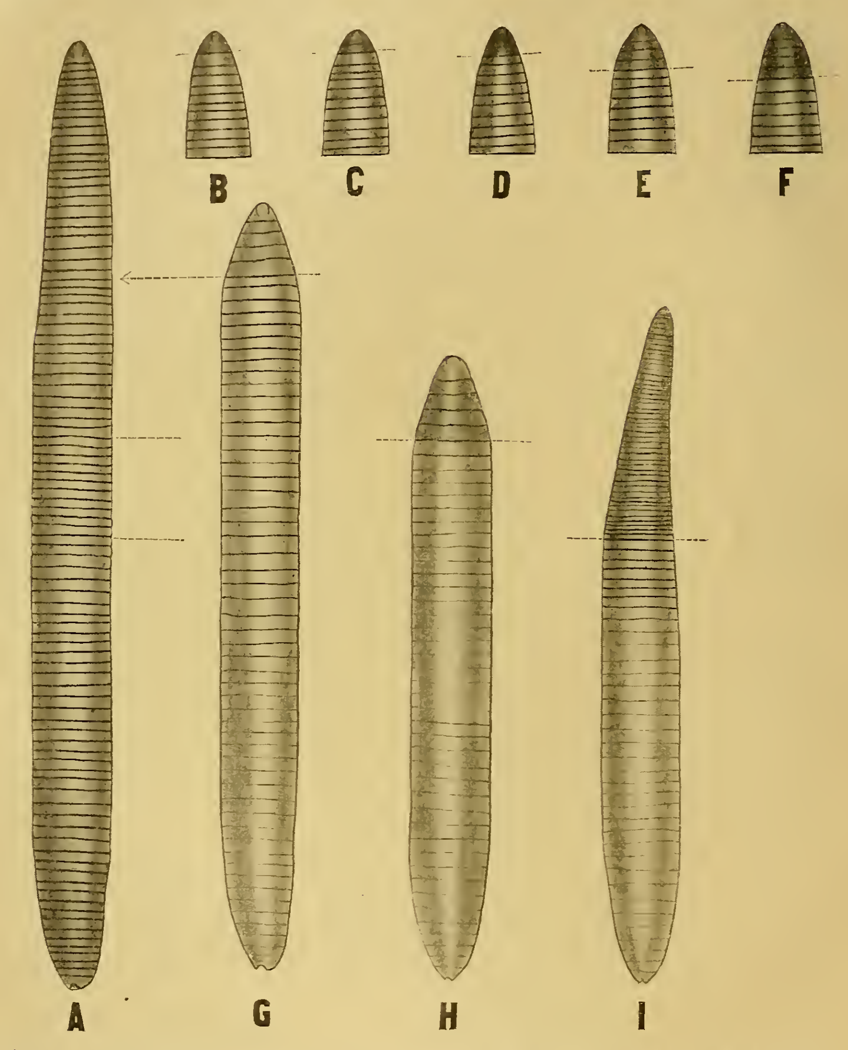


Fig. 2. *A Allolobophora foetida*. *B—F* Vorderenden dieses Wurmes, die nach Entfernung von eins, zwei, drei, vier und fünf Segmenten die gleiche Zahl regeneriert haben. *G* Wurm, bei dem das vordere Drittel entfernt wurde und der nur fünf neue Kopfsegmente gebildet hat. *H* Wurm, der etwa in der Körpermitte durchschnitten worden ist. Nur fünf neue Kopfsegmente wurden gebildet. *I* der Schnitt wurde kaudal von der Körpermitte geführt. Regeneration eines heteromorphischen Schwanzes am Vorderende.

schnellsten Wachstums schon so früh markiert werden. Erst nachdem so die Form von Anfang an wieder hergestellt worden ist, wächst das Organ gleichmäßig auch zur vollen Größe heran.

Bei anderen Tieren, wo auch das Regenerat zuerst kleiner ist, als das entfernte Glied war, stellt es zuerst nur den distalen Teil desselben dar. Manchmal wird ein voller Ersatz für das entfernte Glied überhaupt nicht geleistet. So z. B. bei der Regeneration des Kopfes bei einigen Regenwürmern, wie bei *Allolobophora foetida.*[1]) Wird nur ein Segment vom Vorderende dieses Wurmes abgeschnitten, so wird es sehr rasch wieder regeneriert (Fig. 2, *B*), dasselbe geschieht bei der Entfernung von zwei (Fig. 2, *C*), drei (Fig. 2, *D*) und vier Segmenten (Fig. 2, *E*); werden fünf Segmente entfernt, so kommen vier bis fünf wieder (Fig. 2, *F*); wenn aber sechs oder noch mehr abgeschnitten werden, so werden nur vier, höchstens fünf neue erzeugt (Fig. 2, *G*). Es wird also in diesen Fällen sehr bald eine Grenze erreicht, jenseits welcher voller Ersatz für das fehlende nicht mehr geleistet werden kann. Die neuen Segmente bilden das Vorderende oder den Kopf. Dieser kann zwar zur charakteristischen Größe heranwachsen, die fehlenden Segmente aber sind unwiderruflich verloren. In dieser Beziehung bleibt der Wurm zeit seines Lebens unvollständig. Wenn die regenerationsfähige Zone überhaupt abgeschnitten wird, so können neue Organe nicht mehr erzeugt werden; der Wurm ist dann unfähig, sich wieder zu regenerieren.

Ein ähnliches Verhältnis zwischen der Zahl der entfernten Segmente und der Zahl derer, die regeneriert werden können, scheint durch die ganze Reihe der Anneliden zu bestehen; wenn auch das Maximum der regenerationsfähigen Segmente bei den verschiedenen Spezies verschieden ist. So kann *Lumbriculus* noch sechs, sieben oder gar acht neue Segmente bilden, wenn so viel oder mehr entfernt worden sind.

Ganz anders verhält sich die Regeneration des Hinterendes dieser Tiere. Hier besteht das Regenerat anfangs immer aus nur wenigen Segmenten, ganz gleichgiltig, ob viel oder wenig Segmente entfernt worden waren. Das Endsegment enthält die Analöffnung. Die Bildung neuer Segmente geschieht nun in der Art, daß jedes neue Segment sich zwischen Endsegment und die bereits bestehenden einschiebt. Auf diese Weise ist das direkt vor dem Endsegment liegende immer das jüngste. Das dauert so lange, bis alle Segmente ersetzt sind (Fig. 3, *C*, *D*, *E*). Es werden also sowohl bei der Regeneration des Vorderendes, wie des Hinterendes anfänglich immer weniger Segmente gebildet, wie ursprünglich vorhanden waren. Dieses Manko wird aber bei der Regeneration des Hinterendes dadurch ausgeglichen, daß so

---

[1]) Die folgenden Beobachtungen stammen zum größten Teil aus eigenen Versuchen des Autors (1895, 1897, 1899).

lange direkt vor dem Endsegment immer neue Segmente eingeschoben werden, bis der Verlust völlig ersetzt ist. Es ist bemerkenswert, daß auch das normale Längenwachstum sehr vieler Anneliden auf genau dieselbe Art und Weise durch Einschiebung neuer Segmente direkt vor dem Endsegment erfolgt.

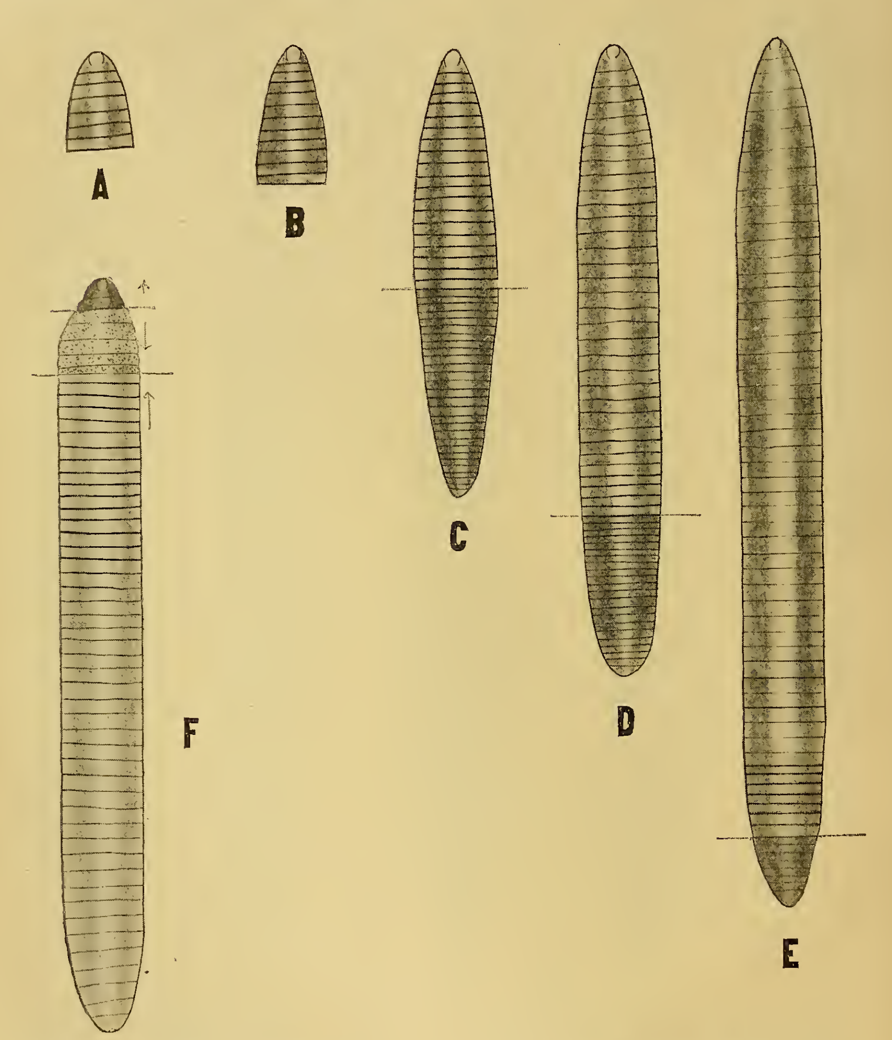


Fig. 3. *A*, *B* kurze Kopfenden von *A. foetida*, die an ihrer hinteren Fläche nicht regeneriert haben. *C*, *D*, *E* längere Vorderstücke, die neue Segmente am Schwanzende regeneriert haben. *F* nach Hazen. Ein aus fünf Segmenten (dem 3.—7. vom Vorderende) bestehendes Stück wird in umgekehrter Orientierung auf das Vorderende eines anderen Wurmes aufgepfropft. Am freien Ende bildet sich ein heteromorphischer Kopf von zwei Segmenten, also an der hinteren Schnittfläche des aufgepfropften Stückes.

Unter den Plattwürmern besitzen die Planarien des süßen Wassers eine sehr bedeutende Regenerationsfähigkeit. Schneidet man das Vorderende in jeder beliebigen Höhe ab, so erscheint ein neuer Kopf (Fig. 4, *C*). Der so neu entstandene Wurm ist zuerst zu klein, das heißt der neue Kopf liegt zu nahe am Pharynx; bald jedoch bildet sich in der Gegend hinter dem Kopf durch Zellwucherung neues

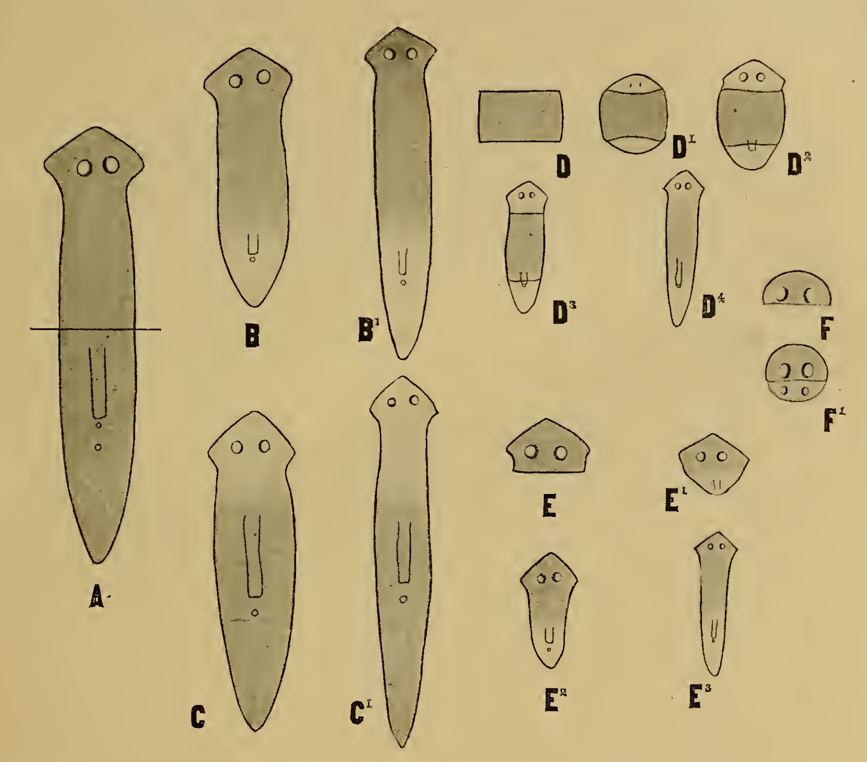


Fig. 4. *A—E Planaria maculata*. *A* normaler Wurm. *B*, *B*¹ Regeneration der vorderen Hälfte. *C*, *C*¹ Regeneration der hinteren Hälfte. *D* Querstück eines Wurmes. *D*¹, *D*², *D*³, *D*⁴ verschiedene Regenerationsstadien desselben. *E* Kopf von Planaria. *E*¹, *E*², *E*³ Regeneration der hinteren Schnittfläche desselben. *F Planaria lugubris*. Kopf direkt hinter den Augen abgeschnitten. *F*¹ Regeneration eines heteromorphischen Kopfes an der hinteren Schnittfläche desselben.

Material, so daß der Kopf immer weiter und weiter nach vorn geschoben wird, bis schließlich die typischen Lageverhältnisse dieser Körperteile zu einander wiederhergestellt sind (Fig. 4, *C*¹), worauf das Wachstum sistiert wird. Ähnliche Materialverschiebungen treten auf, wenn das Hinterende amputiert wird (Fig. 4, *E*, *E*¹). Das Regenerat enthält den neuen Pharynx, der verhältnismäßig zu nahe am Kopf liegt. Jetzt beginnt nun kranialwärts vom Pharynx Gewebsneubildung,

wodurch der neue Pharynx so lange kaudalwärts verschoben wird, bis er seine typische Entfernung vom Kopf erreicht hat. Die Befunde werden nun bei Planaria dadurch etwas kompliziert, daß das Stück, von dem die Regeneration ausgeht, seine Gestalt ändert, besonders wenn das Tier während des Prozesses nicht gefüttert wird. Das Wesentliche des ganzen Vorganges ist jedoch in obigen Zeilen geschildert worden, nähere Einzelheiten sollen erst in einem späteren Kapitel folgen.

Seitliche Regeneration.

Es können nicht nur in kranio-kaudaler, sondern auch in lateraler Richtung Regenerationen erfolgen. So ist ja schon die Regeneration eines Tritonbeines in bezug auf das ganze Tier eine in seitlicher Richtung, in bezug auf die Extremität selber allerdings eine in longitudinaler Richtung erfolgende. Seitliche Regeneration des Beines würde erfolgen, wenn man dasselbe längs spalten und dann eine von beiden Hälften entfernen würde. Wird ein ganzer Triton längs gespalten, so geht natürlich jede Hälfte ohne Regeneration zugrunde, schon darum, weil die Integrität der medianen Organe zur Erhaltung des Lebens absolut notwendig ist. Wenn man aber eine Planarie in eine rechte und linke Hälfte zerlegt, so ergänzt sich jede Hälfte zu einem neuen Wurm. (Fig. 14, *A—D.*) Ja selbst ein nur kleines Stück, das man an einer Seite durch einen Längsschnitt abtrennt, kann durch seitliche Regeneration einen neuen Wurm erzeugen. (Fig. 17, *a*, *b*, *c.*) Ebenso erzeugt bei Hydra die rechte, resp. linke Hälfte ein neues Tier, nur erfolgt die Regeneration hier nicht durch Gewebsneubildung an der Wundfläche, es legen sich vielmehr die beiden Schnittränder zusammen und bilden ein neues Rohr von geringerem Durchmesser, welches dann nach und nach die charakteristische Hydraform annimmt.

Regenerationsvorgänge an kurzen Endstücken des Körpers.

In den meisten der oben beschriebenen Fälle handelte es sich um das Verhalten des größeren von den beiden durch die Operation erhaltenen Stückes. Wir müssen jetzt noch einige wichtige Vorgänge besprechen, die an den kleineren Endstücken stattfinden. Wenn man ein Bein oder den Schwanz eines Triton abschneidet, so sterben diese Stücke ohne jegliche Regeneration. Man könnte vielleicht ein abgeschnittenes Bein allerdings am Leben erhalten, wenn man es künstlich durchblutet. Daraus folgt selbstverständlich nicht, daß ein dergestalt künstlich am Leben erhaltenes Glied nun einen neuen Triton regenerieren kann. Am abgeschnittenen Schwanz kann man das direkt beweisen. Trotzdem besitzt derselbe an seinem proximalen Ende regenerative Potenzen, nur ist das Regenerat kein neuer Triton, sondern

ganz etwas andres, wie aus folgendem Versuch mit einem abgeschnittenen Kaulquappenschwanz hervorgeht. Man kann einen Kaulquappenschwanz in umgekehrter Richtung, d. h. mit dem distalen Ende, auf den Schwanz einer andern Quappe, ja sogar auf jeden beliebigen Körperteil derselben, pfropfen. (Fig. 63, *A—D.*) Dann geht von dem freien, ursprünglich proximalen Ende Regeneration aus, aber das Regenerat ist keineswegs eine neue Kaulquappe, sondern es hat die Form eines neuen Schwanzes. Man könnte hier einwenden, daß dieses Experiment nicht bindend ist, weil das ganze Geschehen durch die Gegenwart des alten Schwanzes oder durch die Funktion des sich neu bildenden Teiles beeinflußt wird. Dieser Einwand kann aber durch folgendes weitere Experiment widerlegt werden: Schneidet man nämlich (Fig. 65, *A*) an der Basis eines jungen Kaulquappenschwanzes ein dreieckiges Stück heraus und führt den Schnitt so tief, daß Rückenmark und Chorda mit getroffen werden, so entsteht an der proximalen Schnittfläche des distalen Schwanzteiles ein neuer Schwanz, der nach vorn oder etwas seitwärts gerichtet ist. Es wird also, obwohl die oben gemachten Einwände hier doch sicher nicht erhoben werden können, von der proximalen Wundfläche das Gleiche wie oben, nämlich ein neuer Schwanz erzeugt.

Sehr interessante Befunde bezüglich der Regeneration an kurzen Endstücken sind auch beim Regenwurm erhoben worden. Ein, zwei, drei, vier oder fünf Segmente, die vom Vorderende abgeschnitten werden, sterben ab, ohne daß Regeneration eintritt. Größere Stücke von sechs bis zehn Segmenten können zwar einen Monat oder selbst noch länger am Leben bleiben, Regeneration tritt aber nicht ein. (Fig. 3, *A*, *B.*) Daß an diesem Mangel an regenerativen Potenzen an der hinteren Schnittfläche nicht etwa die Kleinheit des Stückes als solche Schuld trägt, kann leicht gezeigt werden. Schneidet man nämlich an derartigen Stücken von etwa fünf Segmenten ein, auch zwei der vorderen Segmente weg, so werden diese anstandslos regeneriert. Ein andres Experiment lehrt nun, daß, wenn es gelingt, solch kleine Stücke noch längere Zeit am Leben zu erhalten und mit Nahrung zu versehen, doch noch Regenerationsgeschehen an ihnen auftreten kann. Wenn man nämlich ein kleines Stück von acht oder neun Segmenten nimmt, die drei oder vier vordersten abschneidet, und diesen Stumpf dann mit der vorderen Wundfläche auf das Vorderende eines andern Wurmes pfropft (s. Fig. 3, *F*), so beginnt er nach einigen Monaten an seinem ursprünglich hinteren Ende ein Regenerat zu bilden. Dieses Regenerat war aber in dem einen Falle, in dem das Experiment mit Erfolg ausgeführt worden ist, nicht ein neuer Schwanz, sondern ein neuer Kopf. Man könnte nun meinen, daß dieses Verhalten eine Folge der durch die Pfropfung geschaffenen, neuen Lage der ehemaligen hinteren Schnittfläche sei. Dies scheint aber nicht der Fall zu sein, sondern

der Grund muß in typischen Eigentümlichkeiten des betreffenden Teiles zu suchen sein. Wir hatten nämlich grade den umgekehrten Befund bei einem Experiment am Schwanzteil des Regenwurms, und hier liegt es nun ganz klar auf der Hand, daß dieses seltsame Resultat rein auf inneren Gründen beruht. Wenn man vom Hinterende eines Wurmes ein Stück abschneidet, das kleiner ist als der halbe Wurm, so bildet sich im allgemeinen an der vorderen Schnittfläche dieses Stückes nicht

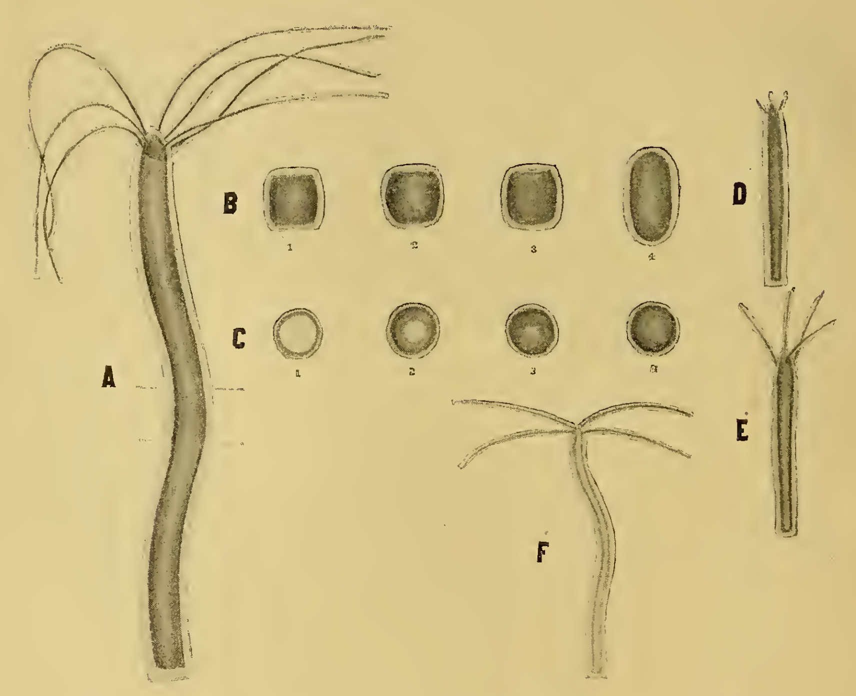


Fig. 5. *Hydra viridis*. *A* normales Individuum. Die Linien zeigen an, wo die Schnitte geführt werden. *B*, 1—4 die sukzessiven regenerativen Veränderungen eines Teilstückes von *A*, seitliche Ansicht. *C*, 1—4 dasselbe, Ansicht vom Ende aus. *D*, *E*, *F* weitere Entwicklungsphasen desselben Stückes, im gleichen Maßstab gezeichnet.

ein neuer Kopf, sondern ein neuer Schwanz (Fig. 2, *I*); einen gleichen Befund hatte ja auch Bonnet bei einem Süßwasseranneliden erhoben. Ein Parallelfall zu dem eben beschriebenen Fall, wo beim Regenwurm an der hinteren Schnittfläche des vorderen Körperteiles ein Kopf sich bildete, finden wir auch bei einer Spezies von Planaria. Wenn der Kopf von *Planaria lugubris* dicht hinter den Augen abgeschnitten wird (Fig. 4, *F*), so bildet sich an der hinteren Schnittfläche ein zweiter in entgegengesetztem Sinne gerichteter Kopf, wie Fig. 4, F^1 zeigt.

Regeneration durch totale Umformung des ganzen regenerierenden Stückes.

Bei einigen niederen Tieren erfolgt die Erzeugung eines neuen Individuums aus einem Teilstück nicht durch Materialzuwachs an den Schnittenden, sondern durch direkte, totale Umformung und Umdifferenzierung des betreffenden Teilstückes. Das so gebildete, neue Tier ist dann natürlich entsprechend kleiner als das Ausgangstier war. Schneidet man aus dem Körper einer Hydra einen Ring heraus, wie das Fig. 5, *A* zeigt, so werden die obere und untere Öffnung durch seitliche Kontraktionen bald geschlossen. So entsteht aus dem Ringe binnen weniger Stunden eine Kugel, oder wenn das Stück länger war, ein oben und unten geschlossener Zylinder. Nach ein oder zwei Tagen macht sich an dem Stück Längenwachstum bemerkbar, zugleich erscheinen an dem einen Ende vier Tentakel (Fig. 5, *B*, *C*, *D*). Das Längenwachstum dauert so lange fort, bis das Regenerat das für Hydra typische Verhältnis der Länge zur Breite erreicht hat. So entsteht ein neuer Polyp, der zwar länger als der Ring, aus dem er hervorgegangen ist, dafür aber entsprechend schmäler ist. In diesem Falle kann man eigentlich nicht von einem Ersatz des fehlenden Stückes sprechen, sondern nur von der Umwandlung eines Teilstückes in ein neues Ganze. Auch bei Planaria verbindet sich bei der Regeneration direkte Formveränderung des regenerierenden Teiles mit Materialzuwachs an den Schnittenden. Schneidet man aus einer Planarie ein Querstück heraus, wie es Fig. 4, *D* zeigt, so bildet sich zwar an beiden Schnittenden neues Material, aber zu gleicher Zeit wird das regenerierende Stück schmäler und länger (Fig. 4, D^1—D^4). Schneidet man den Kopf ab, so sproßt an der hinteren Schnittfläche sehr bald neues Material hervor (Fig. 4, *E*, E^1), aber im selben Maße, wie die neuen Partien heranwachsen, verschmälert sich der alte Kopf (Fig. 4, E^2, E^3). Fig. 6, *A*, *B* zeigt, auf welche Art und Weise sich bei einer Landplanarie, *Bipalium kewense*, ein Teilstück in einen neuen Wurm umbildet. Hier zieht sich das Stück während des Umwandlungsprozesses derartig in die Länge, daß die Pigmentstreifen des alten Stückes direkt zu den des neuen Wurmes werden.

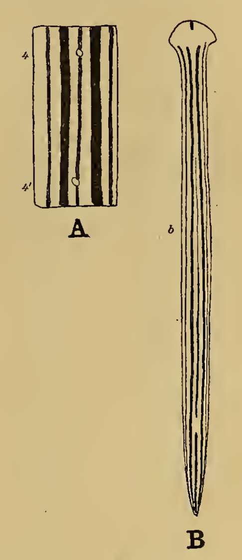


Fig. 6. *A* Stück von *Bipalium kewense*. Der mittlere Pigmentstreif ist an zwei Stellen (die beiden Kreise) verletzt. *B* Regeneration dieses Stückes.

Ähnliche Veränderungen finden wir auch bei der Regeneration einzelliger Tiere, z. B. bei Stentor. Schneidet man einen *Stentor coeruleus* in zwei Stücke (Fig. 7), so bildet jedes Stück ein neues Individuum, zwar nur von halber Größe, in seinen Formen aber wohl proportioniert. Das alte Peristom bleibt an dem vorderen Stück erhalten, nur wird es in dem Maße, als dieses seine Form ändert, auch entsprechend kleiner.

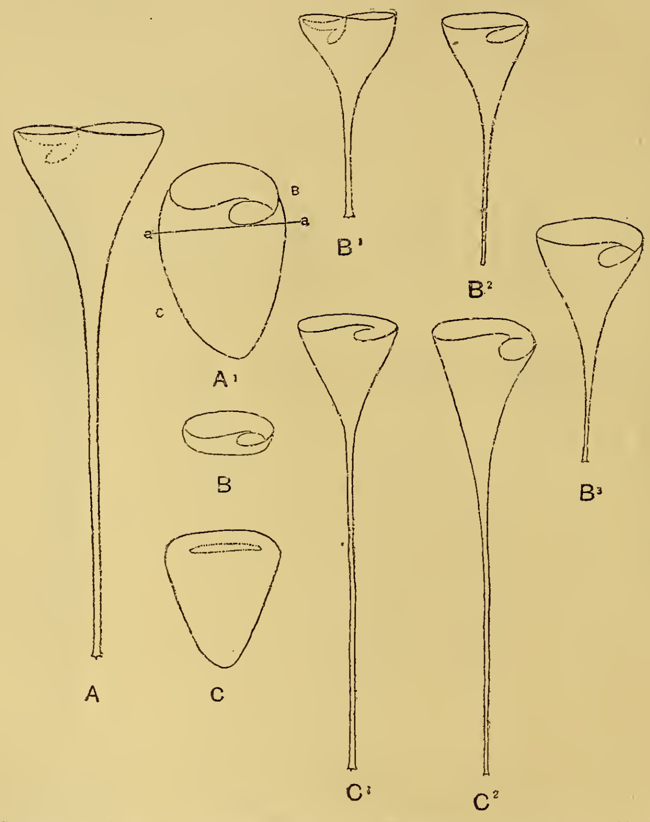


Fig. 7. *Stentor coeruleus*. *A* normales voll ausgedehntes Individuum. A^1 dasselbe im kontrahierten Zustand. Die Linie *a—a* markiert die Schnittrichtung. *B*, *C* die beiden Teilstücke nach der Durchtrennung. B^1, B^2, B^3 Regeneration von drei distalen Stücken (*B*), die also das alte Peristom hatten. C^1, C^2 Regeneration von zwei proximalen Fußstücken.

So erscheint es zwar im Anfang, im Verhältnis zur Länge des neuen Tieres, zu groß, am Schluß des ganzen Vorgangs aber besitzt es eine zum übrigen Körper proportionale Größe. Am hinteren Teilstück bildet sich umgekehrt erst ein zu kleines Peristom, das sich jedoch nach und nach vergrößert, bis es die typische Größe erreicht hat.

Diese Umwandlungen an Stentor gehen in wenigen Stunden vor sich. Das Resultat wird, wie gesagt, nicht durch Neubildung von Protoplasma an den Schnittenden erreicht, sondern das alte Protoplasma wird gewissermaßen in eine neue Form gegossen.

Regeneration bei Pflanzen.

Bei den höheren Pflanzen gibt es zweierlei Arten von Ersatzreaktionen. Die Erzeugung einer neuen Pflanze aus einem Teilstück erfolgt in der Regel auf ganz anderm Wege als wie die Regeneration eines neuen Individuums bei den Tieren. Ein Pflanzenteilstück regeneriert meistens nicht durch Gewebsneubildung an den Schnittenden, es wandelt sich auch nicht in toto in die neue Pflanze um. Es beginnen vielmehr die präformierten Knospen, die sich an dem betreffenden Stück befinden, sich zu entfalten und zwar besonders die am distalen Ende, während am basalen Ende Wurzeln hervorsprossen (Fig. 30, *A*). Auf den ersten Blick scheint es, als bestünde in der Tat ein fundamentaler Unterschied zwischen den bei Pflanzen stattfindenden Vorgängen und den bei Tieren. Bei näherem Zusehen zeigt sich aber, daß der ganze Unterschied nur darin besteht, daß der Ersatzteil bei Tieren sich an den Schnittenden bildet, bei Pflanzen aber nahe denselben, bei einigen Pflanzen geht er sogar gleichfalls aus jungem Gewebe hervor, das die Schnittenden überzieht und endlich kommt auch, wie wir sehen werden, bei Pflanzen ganz echtes Regenerationsgeschehen über den Schnittenden vor. Auf der andern Seite spielen bei den pflanzlichen Ersatzreaktionen eine ganze Reihe Faktoren mit, die wir auch bei denen der Tiere in Erscheinung treten sehen. Aus diesen Gründen halten wir es für angebracht, die Ersatzreaktionen der Pflanzen (sowohl die echte Regeneration, als auch die übrigen zum Ersatz des Verlorenen einsetzenden Vorgänge) der Regeneration der Tiere gleichzusetzen und im Zusammenhang mit ihr zu besprechen.

Auch die niederen Pflanzen, Moose, Lebermoose, Pilze und Algen, besitzen die Fähigkeit, Verlorenes zu ersetzen. Vöchting hat gezeigt, daß Stücke von jedem Teil des Thallus eines Lebermooses[1]) neue Pflanzen erzeugen können. Wird aus einem solchen Thallus ein Querstück herausgeschnitten, so sproßt aus der Mitte des vorderen Schnittendes ein kleiner Auswuchs hervor, der nach und nach zu einem neuen Thallus auswächst (Fig. 36, *A*, A^2). Man sieht an der Figur, daß nicht etwa die ganze vordere Schnittfläche zu einem neuen Thallus wird, sondern daß dieser nur aus einer bestimmten Gruppe von Zellen hervorgeht, die sich an oder nahe dem vorderen Schnittende befinden. Diese Zellen sind die jüngsten des ganzen Gewebes und haben weichere

---

[1]) *Lunularia vulgaris.*

Zellwände als die übrigen Zellen. Pringsheim schnitt Stücke aus den Sporangien einiger Moose heraus, diese erzeugten dann an einem Ende fadenförmige Auswüchse, die völlig den Protonemastadien dieser Moose glichen. Aus diesem Protonema entwickelten sich dann die neuen Moospflanzen (Fig. 37, *A*, *B*, *C*, *D*). Bei den Moosen ist bisher nur diese Art des Ersatzes beobachtet worden, nicht aber echte Regeneration über den Schnittenden.

Brefeld erhielt ganz analoge Befunde bei einem Hutpilz. Hier erzeugte ein Stück aus dem Stiele erst ein Mycel, und aus diesem wuchs dann ein Sporen tragendes Pilzhütchen hervor. Etwas verschieden davon sind die Befunde von Magnus an anderen Hutpilzen, doch davon des näheren im IV. Kapitel.

Regeneration am Ei und Embryo.

Nicht nur ausgewachsene Tiere, sondern auch ihre Larven und Embryonen besitzen die Fähigkeit der Regeneration. Es ist sogar oft behauptet worden, daß diese Fähigkeit bei diesen in noch weit höherem Grade vorhanden sei als bei jenen. Wir müssen allerdings hinzufügen, daß bisher an tatsächlichem Material für diese Behauptung noch nicht viel beigebracht worden ist. Einer von den wenigen Fällen dieser Art ist am Frosch festgestellt worden: Frösche können ihre Beine nicht regenerieren, sehr junge Kaulquappen dagegen besitzen diese Fähigkeit.

Junge Entwicklungsstadien von Seeigeln und Seesternen sollen uns über die Regenerationsfähigkeit von Embryonen unterrichten. Wird die Blastula eines Seeigeleies in Stücke geschnitten, so erzeugt jedes Teilstück, wenn es nicht gar zu klein ist, eine neue Blastula. Die Schnittränder der Teilstücke wachsen gegeneinander und vereinigen sich, gerade so wie wir es bei Hydra gesehen haben. Auf diese Weise wird eine neue Ganzblastula von geringerer Größe gebildet, welche dann die späteren Entwicklungsstadien in ganz derselben Weise durchläuft, wie eine normale, ungeteilte Blastula.

Auch noch jüngere Stadien von Seeigel- bzw. Seesterneiern besitzen die Fähigkeit, aus kleinen Eibruchstücken ganze Embryonen zu erzeugen. Wird ein sich furchendes Ei in mehrere Teile zerschnitten, so setzt jedes Teilstück seine Entwicklung fort. Selbst wenn man die beiden ersten Blastomeren oder Furchungszellen ganz voneinander trennt, ist noch jede imstande, für sich allein einen neuen Embryo zu bilden (Fig. 8, *B*). Aber auch noch jüngere Stadien sind regenerationsfähig. Schneidet man ein ungeteiltes, aber befruchtetes Ei in mehrere Stücke, so setzt dasjenige Teilstück, das den Kern enthält, seine Entwicklung fort und liefert einen ganzen Embryo (Fig. 8, *C*, obere Reihe). Wird das Ei noch vor der Befruchtung in mehrere Stücke zerschnitten, so kann nicht nur das kernhaltige, sondern überhaupt jedes Fragment befruchtet werden und sich (vorausgesetzt, daß nur ein Spermatozoon

eingedrungen ist) zu einem Ganzembryo von geringerer Größe entwickeln (Fig. 8, *C*, untere Reihe).

Man kann im Zweifel sein, ob die Entwicklung isolierter Teilstücke vom Ei oder Embryo zu Ganzorganismen unter die Kategorie der regenerativen Prozesse zu rechnen sei. Diese Fälle unterscheiden sich

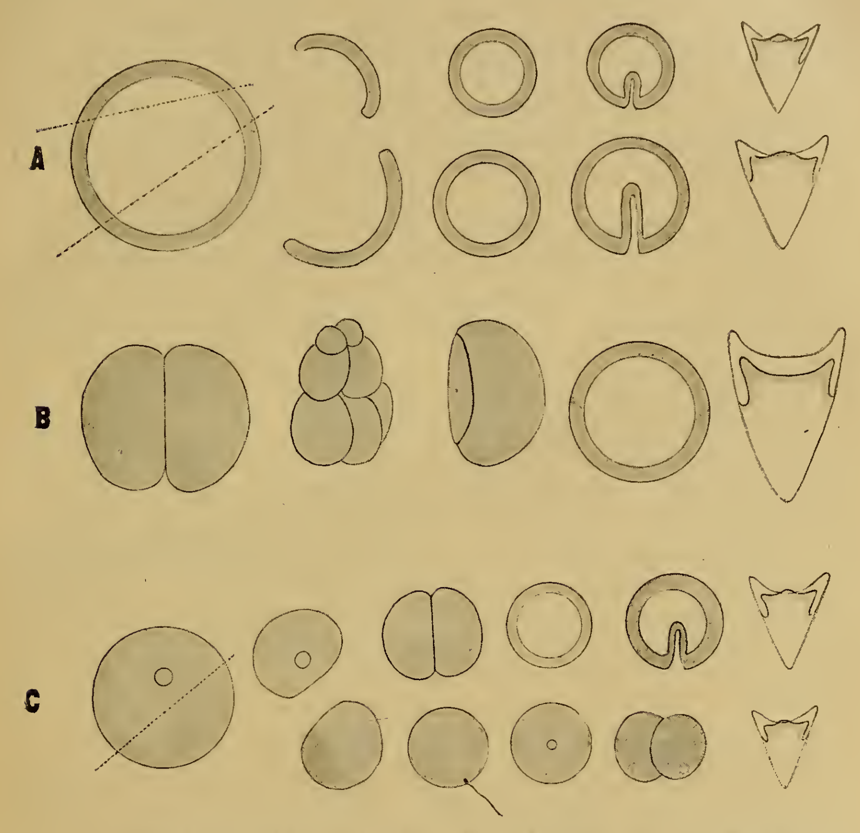


Fig. 8. *A* Blastula vom Seeigel. Die punktierten Linien zeigen an, wie dieselbe durchschnitten wurde. Rechts davon verschiedene, spätere Entwicklungsstadien der Bruchstücke. *B* Zweizellenstadium des Seeigeleies. Rechts davon Entwicklung einer isolierten Blastomere. *C* befruchtetes ungeteiltes Ei. Zerschneidung in Richtung der punktierten Linie. Obere Reihe Entwicklung des kernhaltigen Eifragments. Untere Reihe Befruchtung und fernere Entwicklung des kernlosen Eifragments.

allerdings in mancher Hinsicht ganz erheblich von der echten Regeneration erwachsener Tiere; andererseits sind aber auch sehr viel Berührungspunkte vorhanden. Auch treten ja bei beiden Prozessen dieselben Faktoren in Erscheinung. Wir werden daher nicht umhin können, alle diese Befunde unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu betrachten.

Physiologische Regeneration.

In letzter Linie gibt es nun noch eine ganze Reihe von Formneubildungen, die im normalen Leben von Tieren und Pflanzen in Erscheinung treten. Dieselben stellen zwar keine Reaktion auf Verletzungen dar, besitzen aber doch sehr viel Gemeinsames mit den Vorgängen der Regeneration. Man muß sie, allgemein gesprochen, als physiologische Regenerationsprozesse auffassen. Hierzu gehören z. B. die jährliche Mauserung der Vögel, das periodische Abwerfen und Wiederwachsen der Hirschgeweihe, die Degeneration gewisser Zellen an verschiedenen Stellen des Körpers, nachdem sie eine Zeitlang aktiv gewesen sind, und ihr Ersatz durch neue Zellen, der Verlust des Peristoms bei Stentor und sein Ersatz durch ein frisches, usw. Man muß diese Vorgänge notwendigerweise auch unter die Bezeichnung »Regeneration« mit einbefassen, da sie von Fällen echter Regeneration nach Verletzung oder Verlust eines Gliedes durchaus nicht scharf zu unterscheiden sind, auch in beiden Fällen dieselben Faktoren in Tätigkeit treten.

Definition der gebräuchlichsten Begriffe.

Um Prozesse, wie wir sie eben beschrieben haben, zu charakterisieren, wurden von den älteren Autoren Ausdrücke, wie »Ergänzung verlorener Teile«, »Erneuerung von Organen«, und »Regeneration« gebraucht. Letzterer Ausdruck erwarb sich bald die meisten Anhänger und wurde ganz allgemein für alle diese und ähnliche Erscheinungen angewendet. In neuester Zeit jedoch sind Meinungsverschiedenheiten über den Geltungsbereich dieses Ausdruckes entstanden. Es ist die Frage aufgeworfen worden, ob es nicht zweckmäßig wäre, die verschiedenen Formen der Regeneration auch mit verschiedenen Namen zu belegen. Zweifellos ist dies im Interesse größerer Präzision und Klarheit durchaus wünschenswert, indessen brauchen wir doch dann immer noch einen allgemeinen Ausdruck, der das ganze in Frage kommende Gebiet umfaßt, und grade dafür scheint mir das allgemein eingebürgerte Wort »Regeneration« am besten zu passen.

Roux[1]) geht von der Tatsache aus, daß nach Trembley und Nußbaum ein Teilstück von Hydra ohne Gewebsneubildung einen neuen Polypen regeneriere. Da nun das Tier während der Dauer des Prozesses keinerlei Nahrung zu sich nimmt, so könne diese Regeneration nur durch Umordnung der alten Zellen zustande kommen.[2]) Diese Umordnungen könnten mit und ohne Vermehrung der Zellen durch

---

[1]) Gesammelte Abhandlungen, 2. Bd., Nr. 27, p. 836.

[2]) Es ist für die Entscheidung der hier in Betracht kommenden Frage ganz belanglos, ob das Tier während des Prozesses frißt oder nicht, da wir eine ganze Menge von Tieren kennen, die auch während der Dauer des Regenerationsvorganges nicht fressen und doch neue Zellen zur Bildung neuer Organe produzieren können.

Teilung vor sich gehen. Dieser Regenerationsmodus bringe es also mit sich, daß bereits differenzierte Zellen wieder umdifferenziert würden. Es läge also ganz Ähnliches vor, wie bei der sogenannten »Postgeneration« in Stücke geschnittener Seeigelblastulae, und darum meint er, »daß es eine Regeneration durch ausschließliche oder überwiegende Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen ohne oder mit nur geringer Gewebsproliferation« gäbe. »Bei den erwachsenen, höheren Tieren«, fährt er fort, »überwiegt umgekehrt die Proliferation bei der Regeneration. Aber Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen findet bei jeder Regeneration, auch der höheren Wirbeltiere, statt. Die Unterschiede dieser beiden von mir unterschiedenen Regenerationsarten sind also wesentlich quantitativ.« [1])

Barfurth[2]) definiert die Regeneration als »Wiederherstellung eines organischen Ganzen aus einem Teile desselben«. Ist dieser »Teil« von Natur gegeben, so haben wir eine physiologische, ist er durch einen künstlichen Eingriff erzeugt, so haben wir eine pathologische Regeneration. Unter diese Kategorie rechnet Barfurth die Bildung einer ganzen Hydra aus einem Teilstück, die Regeneration durch Zellproliferation, wie sie beim Regenwurm auftritt, und endlich auch die ganze Entwicklung isolierter Blastomeren oder anderer Bruchstücke von Eiern und Embryonen.

Barfurths Definition ist ungenau. Ein Ei ist auch ein Teil eines organischen Ganzen und stellt auch wieder ein neues Ganze her, und doch wird niemand, auch Barfurth selbst nicht, diesen Prozeß als Regeneration auffassen. Auch der Ausdruck »Wiederherstellung« ist unzutreffend gewählt, da ja in vielen Fällen gerade das, was fehlt, nicht wieder hergestellt wird. Ebenso verfehlt ist die Anwendung des Wortes »pathologisch«, um die gewöhnliche Regeneration von der physio-

---

[1]) Diese beiden Arten sind eigentliche Regeneration und Postgeneration. Die Unterschiede, die Roux zwischen diesen beiden Prozessen aufzustellen sucht, sind bis zu einem gewissen Grade rein künstliche. Auch fußt die sogenannte Postgeneration auf einer sehr unsicheren Basis, wenigstens soweit sie sich auf die Vorgänge bei der Entwicklung halber Froschembryonen stützt. Bei der echten Regeneration soll nämlich nach Roux immer nur Gleiches aus Gleichem erzeugt werden, während bei der Postgeneration halber Froschembryonen sich das neue Material nur zum Teil aus den Kernen und dem Dotter der angestochenen Zelle bilde, zum Teil aber der zufälligen Lage des Kernmaterials in der unverletzten Zelle seine Entstehung verdanke. Um diese Unterschiede völlig zu verstehen, muß der Leser Roux' Arbeit über die Entwicklung halber Froschembryonen im Original nachlesen. In späteren Arbeiten behauptet Roux dann, daß die fehlende Hälfte, sowohl beim Frosch als auch bei anderen Tieren auch gänzlich ohne Bildung von neuem Materiale an der offenen Seite des Embryos »postgeneriert« werden könne. Es ist in höchstem Maße bedauerlich, daß derselbe Ausdruck auch auf diese Prozesse angewendet wird, die die charakteristischen Merkmale der Postgeneration, wie sie zuerst definiert worden ist, gar nicht besitzen, sondern vielmehr dem gleichen, was Roux als echte Regeneration bezeichnet hat.

[2]) Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1891—1902.

logischen zu unterscheiden. Der Ausdruck besagt viel zu viel. Es kommt beim Ablauf der Regeneration ganz und gar nichts vor, was man mit Notwendigkeit als pathologisch bezeichnen müßte, namentlich nicht in Fällen, in welchen, wie bei Hydra oder der Entwicklung isolierter Blastomeren, das Teilstück sich direkt zu einem neuen Ganzen umformt. Es wird auch z. B. kein Mensch behaupten, daß ein pathologischer Prozeß vorliege, wenn (wie das bei einigen Anneliden und Planarien vorkommt) während oder nach einer Spontanteilung ein neuer Kopf gebildet wird; und doch verläuft diese Neubildung durchaus auf dieselbe Weise, wie nach einer künstlichen Abtrennung des Kopfes.

Gestützt auf die Behauptung von Fraiße und Barfurth, daß bei der Regeneration stets nur Gleiches aus Gleichem erzeugt werden könne, definiert Driesch in seiner Analytischen Theorie die Regeneration als das Wiedererwachen von Faktoren, welche veranlassen, daß die Elementarprozesse, die mit Beendigung der Ontogenese inaktiv geworden waren, »wieder durch Teilung und Wachsen ins Spiel treten«. Das ist Regeneration im engeren Sinne. Aber Driesch sieht selbst ein, daß diese Definition erweitert werden muß. Wenn z. B. einem Triton ein Bein amputiert wird, so produziert nicht nur jedes Gewebe sein Gleiches, sondern es treten außerdem noch typische Differenzierungen und Formbildungen auf, die bewirken, daß eben der Triton ein neues Bein und nicht nur einen alle Gewebe besitzenden Stumpf erhält. Hier wird also durchaus Ungleiches, vorher noch gar nicht vorhanden Gewesenes erzeugt. Driesch will ferner unter dem Namen Regeneration nur solche Fälle verstanden wissen, in welchen der Bildung des neuen Teiles eine Gewebsneubildung vorangeht. Für Vorgänge, bei welchen, wie bei der Umformung von Hydrateilen, oder der Entwicklung von Eibruchstücken, keine Gewebsproliferation stattfindet, schlägt er andere Benennungen vor. Mir scheint es nicht angebracht zu sein, den Bereich des Wortes Regeneration nach Drieschs Vorschlag zu beschränken. Hierfür spricht weder die historische Entwicklung des Wortes, noch ist es möglich, zwischen den Fällen mit und ohne Gewebsproliferation eine scharfe Grenze zu ziehen. Es walten, wie wir später sehen werden, in beiden Fällen fast überall dieselben Faktoren. Aber wollten wir selbst der Einteilung in zwei verschiedene Unterklassen — solche mit, und solche ohne vorangehende Gewebsproliferation — zustimmen, so brauchten wir immer noch, da ja der Unterschied auf alle Fälle nur von nebensächlicher Bedeutung ist, einen weiteren, beide Vorgänge in sich schließenden Ausdruck, und hierfür habe ich bis jetzt noch keinen gefunden, der geeigneter wäre als »Regeneration«.

Folgende weiteren neuen Bezeichnungen führt Driesch ein. Er gebraucht das Wort »Reparation«, um Vorgänge, wie die Entwicklung eines Hydranten bei Tubularia zu charakterisieren. In diesem Falle wird der neue Hydrant aus schon vorhandenem Gewebe an einem Ende

des regenerierenden Stückes gebildet (Fig. 17, *A*). Es geht hier offenbar dasselbe vor, was wir bereits bei der Regeneration von Hydrabruchstücken zu einem ganzen Polypen kennen gelernt haben. Mir scheint der Ausdruck »Reparation« zur Charakterisierung dieser Geschehensart nicht glücklich gewählt zu sein, auch vermisse ich dabei eine scharfe, begriffliche Unterscheidung von den Fällen, in welchen der Verlust durch Gewebsproliferation repariert wird. In letzterem Sinne wird das Wort von Driesch natürlich nicht gebraucht. Ich habe mich nicht entschließen können, diesen Ausdruck zu adoptieren und wende ihn nur an, wenn ich von Drieschs Arbeiten selber spreche.

Der zweite Ausdruck, den Driesch im Anschluß an Roux [1]) eingeführt hat und der auch von anderen häufig angewendet wird, ist »Regulation«. Dieser Ausdruck soll gleichsam besagen, daß das physiologische Zusammenwirken derjenigen Kräfte wieder in Ordnung gebracht worden ist, durch welche die typische Form erzeugt, bzw. erhalten wird. Man kann daher, meines Erachtens, den Ausdruck ganz passend für diejenigen Veränderungen anwenden, die sich an dem neu gebildeten Materiale abspielen, in den Fällen, wo der eigentlichen Regeneration Gewebsneubildung vorangeht. Driesch aber gibt dem Ausdruck »Regulation« einen viel weiteren Geltungsbereich, ja er dehnt ihn sogar auf einen noch weit größeren Kreis von Erscheinungen aus, als der Ausdruck »Regeneration« in sich faßt, so z. B. auf die Stoffwechsel- und Anpassungserscheinungen. Eine der Unterklassen der Regulationserscheinungen ist die Regulation durch »Restition«. Driesch gebraucht also dieses Wort im selben Sinne als allgemeinen Begriff, in dem ich das Wort »Regeneration« vorziehe, oder auch von »Reorganisation« rede, wenn es sich darum handelt, die inneren Vorgänge zu bezeichnen, welche die Wiederherstellung der typischen Form herbeiführen. Roux spricht von »Selbstregulationen«. Damit will er wohl ausdrücken, daß all die betreffenden Vorgänge nur durch innere, nicht aber auch durch äußere Kräfte hervorgerufen werden. Ich halte den Ausdruck »Selbstregulation« für schlecht gewählt, da alle Vorgänge am lebenden Organismus in letzter Linie auf der Wechselwirkung innerer und äußerer Kräfte beruhen.

Hertwig [2]) bezeichnet mit dem Worte »Regeneration« »das Vermögen, in Verlust geratene kleinere oder größere Körperteile wieder zu ersetzen«.[3]) Er meint, daß in allen Fällen der Beginn des Prozesses derselbe wäre, d. h. daß immer zuerst eine kleine Zellknospe hervorsprosse, aus welcher dann das neue Organ sich bilde. Bei dieser

---

[1]) Auch in Verbindung mit anderen Ausdrücken, siehe Gesammelte Abhandlungen, 2. Bd., p. 71.

[2]) Die Zelle und die Gewebe, 2. Bd., 1898.

[3]) Hertwigs Beschreibung der Regeneration von Hydra zeigt, daß er das Wesentlichste dieses Prozesses nicht erfaßt hat.

Definition hat Hertwig offenbar nur die eine Klasse von Regenerationserscheinungen im Auge. Diejenigen Fälle, in denen die Regeneration direkt durch Umformung und Umdifferenzierung ohne vorherige Gewebsneubildung erfolgt, scheint er ganz übersehen zu haben. Göbel[1]) meint, daß bei Pflanzen vollentwickelte Zellen, die bereits zum Aufbau eines Gewebes gedient haben, einer weiteren Differenzierung unfähig seien, daß aber zwischen diesen oft gleichsam latent embryonale Zellen sich befänden. Diese beginnen sich zu differenzieren, wenn die intercellulären Wechselbeziehungen gestört werden. Das ist bei der Regeneration der Fall. Goebel will nur dann von Regeneration sprechen, wenn da Adventivknospen gebildet werden, wo sie vor der Operation nicht vorhanden waren. Haben diese Knospen schon vor der Verstümmlung bestanden wie in den Blättern von *Asplenium*, *Begonia* usw., so handelt es sich, nach Goebel, bei der Entfaltung derselben nicht um einen Regenerationsvorgang, sondern um ein normales Entwicklungsstadium der betreffenden Pflanze.[2]) Hierbei darf aber nicht vergessen werden, daß es oft ganz dieselben Faktoren sind, die hier zur Entfaltung einer alten, dort zur Bildung einer neuen Knospe führen.

Vorstehende Zeilen werden genügen, um uns eine allgemeine Vorstellung davon zu geben, welche Ideen die verschiedenen Autoren mit dem Begriff der Regeneration verbinden. Um bei der großen Fülle neuer Tatsachen, die in den letzten Jahren entdeckt worden sind, jedes Mißverständnis von vornherein auszuschließen, wollen wir diejenigen Benennungen, deren wir uns im Verlaufe dieses Werkes für die verschiedenen Formen der Regeneration bedienen werden, hier festlegen. Mit dem Wort »Regeneration« soll, dem allgemeinen Sprachgebrauch folgend, nicht nur die Wiederersetzung eines in Verlust geratenen Teiles, sondern auch die direkte Bildung eines ganzen Organismus oder einiger seiner Teile aus Teilstücken von erwachsenen Tieren, Embryonen oder Eiern, bezeichnet werden. Mit demselben Namen müssen aber auch diejenigen Vorgänge bezeichnet werden, bei denen weniger oder gar etwas anderes, als entfernt worden war, gebildet wird.

Es sind zwei Arten von Regenerationsvorgängen bekannt, die allerdings nicht scharf voneinander zu trennen sind und sich oft bei demselben Organismus kombinieren. Um diese beiden Arten begrifflich ganz allgemein voneinander zu unterscheiden, schlage ich vor, diejenige Art, bei der Gewebsneubildung der Regeneration vorangeht, »Epimorphose« zu nennen, und diejenige bei der ein Teilstück sich direkt zu einem neuen Organismus umformt »Morpholaxis.«

Zur kurzen Orientierung über die Natur des Regenerates mögen folgende Bezeichnungen dienen: Gleicht das Regenerat dem verlorenen

[1]) Organographie der Pflanzen, 1898.

[2]) Diese Regenerationsart nennen die Botaniker im Anschluß an Pfeffer in neuerer Zeit gewöhnlich »Reproduktion«.

Gliede oder wenigstens einem Teile davon, so kann man den Vorgang eine »Homomorphose« nennen;[1]) wird das betreffende Glied ganz ersetzt, so ist es eine »Holomorphose«, wird weniger gebildet, so ist es eine »Meromorphose«. Wenn das neue Glied von anderer Natur ist als das entfernte, so nennt man den Vorgang, nach Loeb, eine »Heteromorphose«. Bei dieser müssen wir abermals zwei Fälle unterscheiden: In dem einen Fall ist das Regenerat nicht nur von anderer Natur als

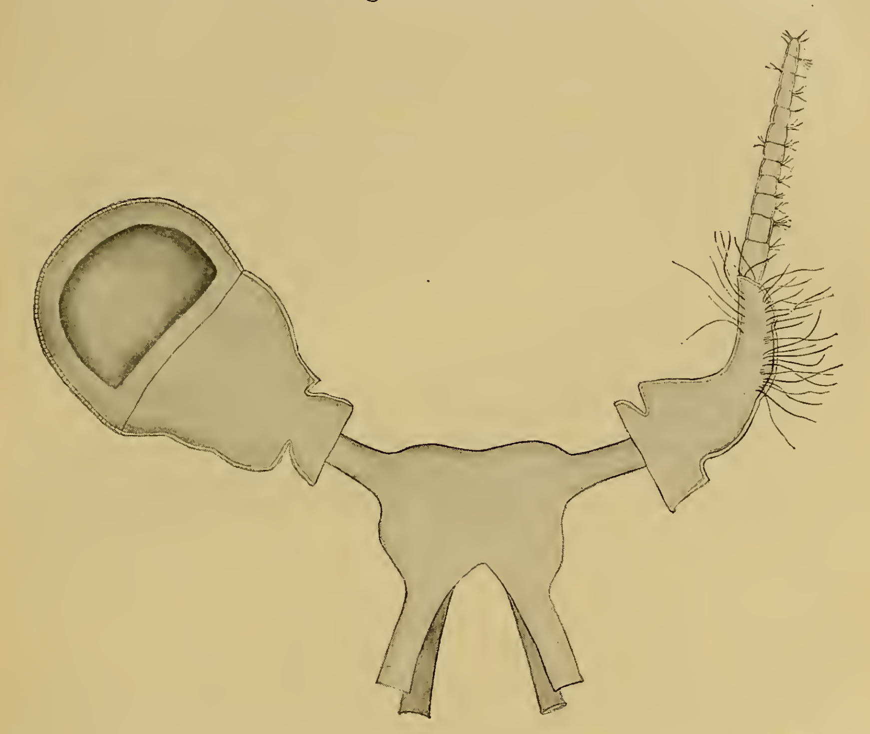


Fig. 9. Nach Herbst. Gehirn, Auge und »heteromorphische« Antenne (an Stelle des einen Auges) von Palaemon. Das Tier hat 5 Monate lang im verdunkelten Aquarium gelebt.

das entfernte Organ war, sondern es ist sogar ein Organ neugebildet worden, das an eine ganz andere Stelle des Körpers gehört (manchmal sogar eins, das sonst bei der betreffenden Spezies überhaupt nicht gefunden wird). Diesen Vorgang wollen wir als »Neomorphose« bezeichnen. Als Beispiel für einen derartigen Vorgang sei an die Bildung einer Antenne an Stelle eines Auges bei kurz- und langschwänzigen Decapoden erinnert, wenn das Auge zusamt dem Ganglion entfernt worden war (Fig. 9); und als Beispiel eines Organs, das bei der be-

[1]) Das Wort stammt von Driesch, aus der Analytischen Theorie.

treffenden Spezies überhaupt nicht vorkommt, möge *Atyoida potimirum* dienen, wo das neuregenerierte Bein keinem der übrigen Beine dieses Tieres gleicht. Als eigentliche »Heteromorphose« wird man dann zweitens solche Fälle bezeichnen, in denen das Regenerat das Spiegelbild seines Ausgangsorganes bildet oder, allgemeiner gesprochen, wo es mit all seinen Achsen grad umgekehrt orientiert ist, wie das Organ, aus welchem es hervorsproßt. Als Beispiel hierfür möge man an die Erzeugung eines aboralen Kopfes an der hinteren Schnittfläche eines Tubulariastammstückes denken, (Fig. 13, *B*), oder auch an die Erzeugung eines Schwanzes an der vorderen Schnittfläche eines Hinterstückes vom Regenwurm (Fig. 2).

Den Ausdruck »physiologische Regeneration« werden wir in dem allgemein gebräuchlichen Sinne des Wortes anwenden, für die Mauserung und das Wiederwachsen der Federn bei den Vögeln, den Zahnwechsel usw. — kurz für alle Veränderungen, die zum typischen Ablauf der Lebenserscheinungen der betreffenden Spezies gehören. In einigen Fällen kann man zeigen, daß diese Vorgänge sich der eigentlichen Regeneration eng anschließen, so z.B. wenn eine ausgerissene Feder noch vor der nächsten Mauserung ersetzt und wahrscheinlich von derselben Anlage aus gebildet wird, von welcher sie auch bei der normalen Mauserung gebildet worden wäre.

Manchmal kann es geboten erscheinen, die physiologische Regeneration den anderen Regenerationsvorgängen gegenüberzustellen. Der Ausdruck »pathologische Regeneration« scheint mir zu diesem Zwecke, wie bereits gesagt, nicht geeignet zu sein. Die beiden Ausdrücke, welche Delages[1]) vorschlägt — »reguläre Regeneration« und »zufällige Regeneration« — haben gewiß viel für sich; indessen haftet doch dem Vorgang, als solchem, durchaus nichts Zufälliges an, außer etwa, daß er nach einer zufälligen Verletzung des Tieres eintritt. Der Ausdruck »reguläre Regeneration« ist gewiß viel besser, als der Ausdruck »physiologische Regeneration«, aber dieser hat nun einmal den allgemeinen Sprachgebrauch für sich. Ich schlage daher für das, was man unter pathologischer oder zufälliger Regeneration versteht den Ausdruck »Ersatzregeneration« vor, den Ausdruck »physiologische Regeneration« aber werde ich in dem Sinne gebrauchen, der ihm bis jetzt allgemein beigelegt worden ist.

---

[1]) Y. Delages, La structure du Protoplasme etc. 1895.

II. Kapitel.

Die äußeren Faktoren der Regeneration bei den Tieren.

Zwischen einem lebenden Organismus, Pflanze oder Tier, und der Außenwelt findet ein fortwährender Austausch von Stoff und Kraft statt. Dieser Austausch kann sowohl durch physikalische Faktoren, wie Temperatur, Licht, Schwerkraft usw., als auch durch chemische Faktoren, die in der Zusammensetzung des Milieus, Wasser oder Luft, gegeben sind, beeinflußt werden. Um nun zu sehen, inwieweit die Regeneration von äußeren Faktoren beeinflußt wird, bzw. inwieweit sie von ihnen unabhängig ist, werden wir einmal die regenerierenden Organismen unter denselben Bedingungen lassen, wie in der freien Natur, und zweitens diese äußeren Bedingungen — entweder die physikalischen oder die chemischen — verändern. Wird nun durch eine ganz bestimmte Veränderung der äußeren Bedingungen eine typische Veränderung des Regenerationsgeschehens hervorgerufen, so bezeichnet man diese neuen Bedingungen als einen äußeren Faktor der Regeneration.

Einfluß der Temperatur.

Daß das Tempo des Regenerationsverlaufes von der Temperatur in ganz erheblichem Maße abhänging ist, wurde schon von Trembley, Spallanzani und Bonnet erkannt und von vielen neueren Autoren bestätigt. Dieser Einfluß ist ja auch allen, die sich mit den Fragen der Regeneration überhaupt beschäftigt haben, so wohl vertraut, daß ein Zweifel hierüber nirgends besteht.

Man kann im allgemeinen daran festhalten, daß dieselben Temperaturgrenzen, innerhalb welcher noch normales Wachstum stattfinden kann, auch für das Eintreten von Regenerationen gelten. Lillie und Knowlton haben 1897 die Temperaturgrenzen festgestellt, innerhalb welcher noch Regeneration bei *Planaria torva* erfolgt. Der Wurm wurde in der Höhe des Pharynx quer durchschnitten; und bei den verschiedensten Temperaturen untersucht, innerhalb welcher Zeit sich ein neuer Kopf an dem hinteren Stück bildete. Die unterste Grenze, bei der überhaupt noch Regeneration erfolgte, war 3° C. Bei dieser Temperatur regenerierte von sechs Individuen nur eins. Und auch bei diesem

waren noch nach 6 Monaten Augen und Gehirn nicht völlig fertig. Das Optimum, oder doch wenigstens die Temperatur, bei welcher der Prozeß am schnellsten verlief, wurde bei 29,7° C. gefunden. Bei dieser Temperatur entwickelte sich ein neuer Kopf in 4,6 Tagen, bei 31,5° C. dauerte es schon länger, der neue Kopf brauchte 8,5 Tage zu seiner Fertigstellung. Bei 32° C. starben die Tiere nach etwa 6 Tagen ab, bis dahin war nur eine unvollkommene Regeneration eingetreten. Bei 33° C. erfolgte nur eine ganz geringe Regeneration, der Tod trat innerhalb 3 Tagen ein. Bei 34° C. und höher gingen die Tiere sehr bald zugrunde, ohne daß irgendwelche Regeneration erfolgt wäre. Peebles fand 1898, daß die Regeneration bei *Hydra viridis* zwischen 26° und 27° rascher verlief, als zwischen 28° und 30° C. Bei ersterer Temperatur brauchte der Prozeß nur 48 Stunden. Bei 12° C. können einige Stücke schon nach 96 Stunden regeneriert sein, doch fanden sich auch solche, deren Regeneration bei dieser Temperatur noch nach 168 Stunden nicht beendet war.

Einfluß der Ernährung.

Während das Wachstum einer Pflanze oder eines Tieres, allerdings innerhalb gewisser Grenzen, direkt von der aufgenommenen Nahrungsmenge abhängt, können selbst ausgedehnte Regenerationen an Tieren oder Bruchstücken von solchen erfolgen, ohne daß während dieser Zeit Nahrung aufgenommen wird. Das Material für das neugebildete Organ wird dann dem Materialüberschuß des alten Stückes entnommen, und zwar werden hierbei nicht nur die Reservesubstanzen sondern sogar auch das Protoplasma selbst zum Aufbau des neuen Teiles herangezogen. Einige Experimente an Planarien haben uns über die Beziehungen, die zwischen der Regeneration und der vorhandenen Nahrungsmenge bestehen, unterrichtet. Läßt man eine Planarie monatelang hungern, so nimmt sie beträchtlich an Größe ab; ein derartiges, ausgehungertes Individuum besitzt nur den dreizehnten Teil der Körpermasse eines reichlich gefütterten (Fig. 10, *A*, *B*). Schneidet man nun ein solches ausgehungertes Exemplar in zwei Stücke, so regeneriert jedes Stück einen neuen Wurm, allerdings etwas langsamer, als die Teilstücke eines wohlgenährten Tieres. So kann sich also auf Kosten des bereits völlig ausgehungerten alten Teiles

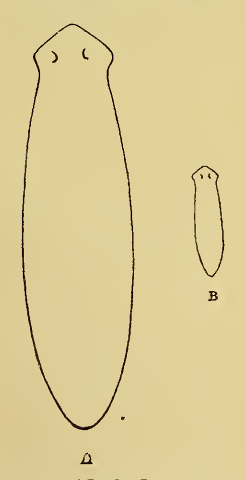


Fig. 10. Nach N. M. Stevens. *A* großes, wohlgefüttertes Individuum von *Planaria lugubris*. *B* dasselbe, nachdem es 4 Monate 13 Tage gehungert hat. Beide Zeichnungen im selben Maßstab.

noch ein Regenerat bilden. Auf der anderen Seite braucht reichliche Ernährung noch nicht zu einer Beschleunigung der Regeneration zu führen. So hat Bardeen (1901) gezeigt, daß Würmer, die einige Zeit vor der Regeneration gehungert hatten, im Mittel noch etwas schneller regenerierten, als solche, die kurz vorher gefressen hatten.

Die Tatsache, daß das Regenerat sich direkt auf Kosten des alten Gewebes entwickeln kann, scheint mir eine Erscheinung von höchster theoretischer Wichtigkeit zu sein, ja sie wirft meines Erachtens ein Licht auf die allerfundamentalsten Fragen des Wachstums überhaupt. Diese Befunde scheinen mir zu zeigen, daß das Wachstum in engster Beziehung zum organischen Aufbau der Gewebe steht, also mehr von strukturellen Faktoren abhängt, als daß es einen einfachen physiologischen Vorgang darstellt, wenn auch rein physiologische Faktoren zweifellos eine Rolle dabei spielen. Aber die physiologischen Faktoren, die hier am Werke sind, unterscheiden sich offenbar wesentlich von dem, was man sonst darunter versteht. Die Tatsache, daß ein fast völlig verhungertes Gewebe noch beträchtlich abnehmen kann und zwar in verhältnismäßig raschem Tempo, und trotzdem gleichzeitig Nährmaterial für regenerierende Teile desselben Tieres liefern kann, ist doch sicherlich eine recht merkwürdige Erscheinung, die sich schwer mit unsern sonstigen Kenntnissen rein physiologischer Vorgänge vereinen läßt. Gegenwärtig wenigstens können wir noch keine auf Beobachtung oder Experiment gestützte Erklärung dafür abgeben, in welcher Weise der Materialtransport stattfindet, bzw. wie das Regenerat es anstellt, dem regenerierenden Stücke das notwendige Material zu entziehen. Das alte Gewebe bleibt in weitem Umfange geschützt, wenn die Regeneration an einem reichlich mit Futter versehenen Individuum abläuft. Schneidet man eine wohlgefütterte Planarie in median-sagittaler Richtung in zwei Teile, wie Fig. 11, *A* zeigt, so sproßt bei jedem Stück, innerhalb 5 bis 6 Tagen nach der Operation, an der Schnittfläche junges Gewebe hervor. An der Grenze zwischem alten und neuen Gewebe bildet sich der neue Pharynx. Füttert man nun in der Zwischenzeit das eine von den beiden Stücken, das andre aber nicht, so wächst bei jenem das Regenerat viel rascher als bei diesem. Beide Teilstücke nehmen, wenn das junge Gewebe sich zu bilden beginnt, um ein weniges nach allen Dimensionen hin ab. Das Stück aber, das gefüttert wird, fängt schon nach kurzer Zeit an wieder zu wachsen, bis es seine alte Größe wieder erreicht oder sogar noch übertroffen hat. Ein ganzer Wurm von der alten Größe geht aus diesem Stück hervor (Fig. 11, *B*, *C*, *D*). Das hungernde Stück aber wird immer kleiner und kleiner, sowohl direkt aus Futtermangel, als auch weil es einen Teil seines Materials zum Wachstum des Regenerates abgeben muß. Das Regenerat bildet sich nur ganz langsam, aber schließlich kommt doch ein kleiner, symmetrisch gebauter Wurm zustande (Fig. 11, *E*, *F*, *G*).

Diese Verkleinerung des regenerierenden Stückes im Hungerzustande ist zugleich zweckmäßig insoweit, als hierdurch die Produktion neuen Gewebes möglichst beschränkt wird. Denn es ist klar, daß der Pharynx, je mehr sich die regenerierende Hälfte verkleinert, der Mittellinie immer näher rückt: so braucht also diese Hälfte im selben Maße, wie sie sich verkleinert, immer weniger und weniger neues Gewebe zu bilden, damit die symmetrische Form des neuen Wurmes erreicht wird.

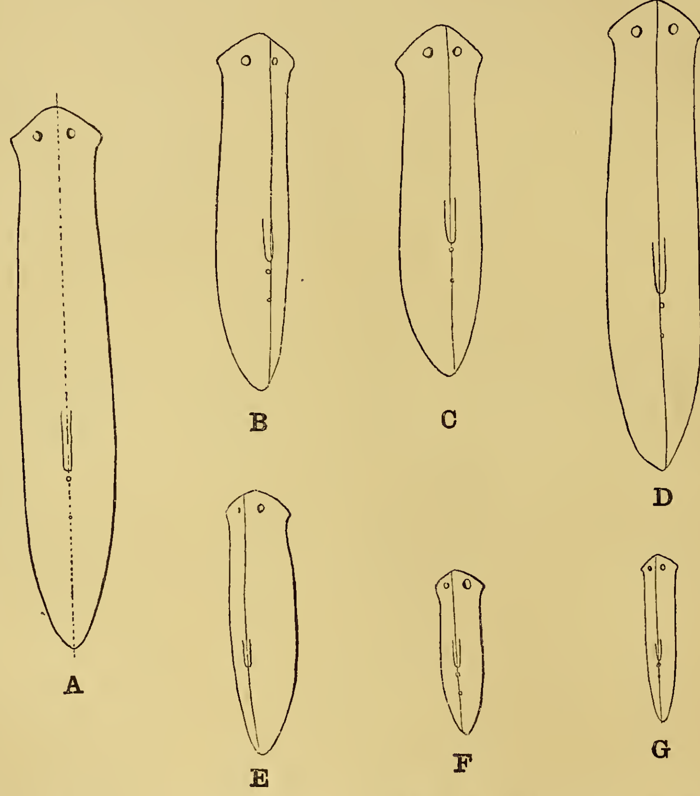


Fig. 11. *Planaria lugubris.* Der Wurm ist längs der punktierten Linie zerschnitten worden. Die oberen drei Figuren (*B*, *C*, *D*) zeigen den Regenerationsverlauf einer gefütterten Hälfte, die unteren drei (*E*, *F*, *G*) den einer hungernden.

Der Einfluß des Lichtes auf die Regeneration.

Über den Einfluß des Lichtes auf die Regeneration sind zwar nur wenig Experimente angestellt worden, soviel ist aber klar, daß in den meisten Fällen weder ein quantitativer, noch ein qualitativer Einfluß des Lichtes auf die Regeneration besteht. Bei einer Form, *Eudendrium*

racemosum, einer Tubularie, entwickelt sich, nach Loebs Befunden, nur dann ein neuer Hydrant, wenn das Tier belichtet wird. Wenn man eine Kolonie Eudendrien ins Laboratorium bringt und ins Aquarium setzt, so gehen binnen kurzer Zeit sämtliche Hydranten zugrunde. Steht nun aber das Aquarium an einer dem Lichte ausgesetzten Stelle, so werden die Hydranten bald wieder regeneriert. Wird auf der andern Seite die Kolonie im Dunkeln gehalten, so wird kein einziger neuer Hydrant gebildet; sofort aber beginnt die Regeneration der Hydranten, wenn man die Tiere wieder ans Licht bringt. Loeb züchtete einen Teil seiner Versuchstiere in zerstreutem Tageslicht, einen andern Teil im Dunkeln. Bei jenen hatten sich binnen weniger Tage fünfzig neue Hydranten gebildet, bei diesen war noch nach 17 Tagen kein einziger regeneriert worden. Nun wurden auch diese dem Lichte ausgesetzt und nach wenigen Tagen hatten sich auch hier an jedem Exemplar einige neue Hydranten entwickelt.

Etwas andere Resultate hat Guldfarb bei demselben Tiere erhalten. Nach ihm setzen Stücke von Eudendrium auch im Dunkeln die Hydrantenbildung noch etwa 13 Tage lang fort, dann aber sistiert dieselbe. Bringt man die Tiere nun aber für eine ganz kurze Zeit — $^1/_{12}$ Minute — ans Licht, so genügt diese kurze Belichtung, um die Hydrantenbildung für weitere 10 Tage zu unterhalten. Bei länger dauernder Belichtung wird kein andres Resultat erzielt. Werden die Stücke nun wieder kurz belichtet, so beginnt ein neuer Cyclus von Hydrantenbildung usw.

Pennaria dagegen bildet im Dunkeln keine neuen Hydranten. Es bedarf sogar einer verhältnismäßig langen Belichtung — in der Regel 1 oder 2 Tage —, um bei diesem Hydroidpolypen Hydrantenbildung auszulösen.

H. D. King fand, daß, wenn man bei Hydra den Kopf abschneidet, sich im Lichte durchschnittlich mehr Tentakel bilden als im Dunkeln.

Ferner untersuchte Loeb noch den Einfluß von verschiedenfarbigem Licht auf die Regeneration der Hydranten von Eudendrium. Er brachte Schüsseln mit Exemplaren dieses Polypen in Kästen, deren Deckel aus verschieden gefärbten Gläsern bestanden. Die Züchtungsversuche in dunkelrotem und dunkelblauem Lichte ergaben folgende Resultate: Die alten Hydranten wurden, wie gewöhnlich, in kurzer Zeit resorbiert. Der erste neue Hydrant erschien im blauen Lichte am 4. Tag. Während der nächsten Tage erfolgte dann ständige Neubildung von Hydranten. Während so nach 8 Tagen unter dem blauen Glase achtzig neugebildete Hydranten vorhanden waren, war unter dem roten noch nicht einer regeneriert worden. Am 9. Tage wurde das rote Glas durch ein blaues ersetzt und schon 2 Tage später begann die Entwicklung neuer Hydranten, am nächsten Tage waren bereits zweiunddreißig vorhanden und noch einige Tage darauf konnte Loeb deren

sechzig zählen.[1]) Loeb schließt aus diesen Versuchen, daß die Entwicklung neuer Hydranten nur unter dem Lichte der mehr brechbaren (blauen) Strahlen erfolgen kann, während die weniger brechbaren (roten) wie völlige Dunkelheit wirken.[2]) Diese Polypen sind bis jetzt die einzigen, bekannten Tiere, bei denen ein Einfluß des Lichtes auf die Regeneration festgestellt ist. Es ist sehr interessant, daß sie auch zu den wenigen bekannten Formen gehören, bei denen das Licht einen nachweislichen Einfluß auf das Wachstum besitzt, wenn man den Heliotropismus dieser Tiere — d. h. der Polyp wendet sich dem Lichte zu — als eine Wachstumserscheinung auffassen will.

Es sind nun noch eine ganze Reihe von Experimenten angestellt worden, um den Einfluß des Lichtes auf die Regeneration zu studieren, allerdings mit durchaus negativem Erfolge. Herbst zeigte, daß nach Exstirpation des Auges bei einigen Krustern[3]) bald ein Auge, bald eine Antenne regeneriert wird. Er hielt einen Teil der Versuchstiere im Dunkeln, einen anderen Teil im Lichte, um zu sehen, ob die Natur des Regenerates irgendwie durch die An- bzw. Abwesenheit des Lichtes bestimmt würde. Es ergab sich aber, daß ebensoviel Individuen im Dunkeln, wie im Hellen, Augen regeneriert hatten. Späterhin haben dann Herbst und ich, unabhängig von einander, konstatiert, daß ein Auge regeneriert wird, wenn man nur das distale Ende des Augenstieles, also nur das Facetteauge allein, abschneidet, daß aber eine Antenne gebildet wird, wenn man weiter proximal abschneidet, also auch das Ganglion mit entfernt. Damit ist die Unabhängigkeit der Natur des Regenerates vom Einfluß des Lichtes wohl einwandsfrei erwiesen.

Der Einfluß der Schwerkraft.

Das einzige Tier, bei dem die Regeneration bewiesenermaßen von der Schwerkraft beeinflußt wird, ist der Hydroidpolyp, *Antennularia antennina*. Dieser Polyp lebt auf dem Meeresboden, einige Meter unterhalb der Oberfläche. Der Polyp besteht aus einem Mittelstamm, auch Achse genannt, von dem zwei oder vier Reihen von Seitenzweigen abgehen, an welch letzteren die Hydranten sitzen (Fig. 12, *A*). Dieser Stamm ist am Boden vermittels der sogenannten Stolonen oder Wurzeln befestigt. Schon beim normalen Wachstum hat Loeb an diesem Tier ein ausgesprochen negativ geotropisches Verhalten konstatieren können. Wenn man nämlich den Stamm nach einer Seite biegt und in dieser Lage befestigt, so stellt sich während des weiteren Wachstums das frei

[1]) Das dunkelrote Glas war nahezu völlig monochromatisch, das dunkelblaue ließ Spuren roten Lichtes hindurch.

[2]) Derselbe Unterschied zeigt sich bei diesen Formen auch in ihrem heliotropischen Verhalten.

[3]) Palämon und Sicyonia.

wachsende Ende wieder in die Lotrichtung ein. Schneidet man Stücke aus dem Stamm von Antennularia heraus und hängt sie ins Wasser, so erfolgt von beiden Schnittenden aus Regeneration. Wird ein derartiges Stück mit dem apikalen Ende nach aufwärts aufgehängt, so wächst das obere Schnittende als Stamm weiter, während sich am unteren Stolonen

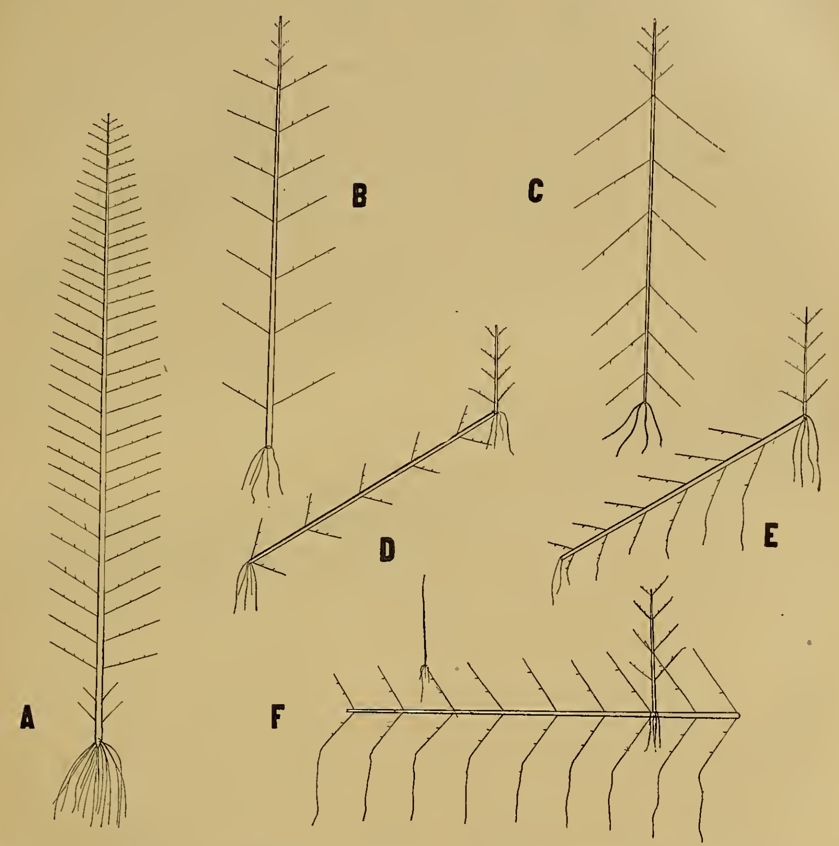


Fig. 12. Nach Loeb. *A* normales Stämmchen von *Antennularia antennina*. *B* Stück, das in vertikaler Stellung regeneriert. *C* umgekehrt orientiert regenerierend. *D* Stück schräg aufwärts orientiert. *E* Stück schräg abwärts orientiert. *F* Stück, das horizontal aufgehängt regeneriert.

bilden (Fig. 12, *B*). Hängt man das Stück aber mit dem basalen Ende nach aufwärts, so wächst dieses als Stamm weiter, der auch nach aufwärts gerichtete Seitenzweige treibt, während das nach unten liegende, ursprünglich apikale Schnittende Wurzeln zu bilden beginnt (Fig. 12, *C*). Nun ist die Schwerkraft unter den gegebenen Bedingungen die einzige Kraft, die in vertikaler Richtung wirken kann. Darum schloß Loeb mit vollem Recht, daß die Schwerkraft in diesem Falle eine wichtige

Rolle spielen müsse, indem sie die Natur des Regenerates bestimme. Ihre Wirkung muß derartig sein, daß sich ein neuer Stamm immer nur von dem jeweils oberen, neue Wurzeln immer nur von dem jeweils unteren Schnittende entwickeln können, ganz gleichgültig, welches ursprünglich das apikale oder welches das basale gewesen war. Auch wenn die Stücke schräg aufgehängt werden, erhält man nach Loeb analoge Resultate. In diesem Falle entsteht der neue Stamm auf der oberen Fläche des alten Stammstückes, während an der unteren Fläche, aber auch am unteren Schnittende sich neue Wurzeln bilden (Fig. 12, *D*, *E*). Legt man ein Stück des Stammes wagerecht auf den Boden des Aquariums, so beginnen diejenigen Seitenzweige, die zufällig nach abwärts gerichtet sind, weiter in dieser Richtung zu wachsen. Kommen sie nun mit irgend einem festen Gegenstand in Berührung, so befestigen sie sich an diesem und zeigen so, daß sie sich zu echten Wurzeln umgewandelt haben (Fig. 12, *F*). Von der nach oben sehenden Fläche des Stammstückes können sich ein oder mehrere neue Stämme entwickeln. Diese Stämme wachsen natürlich in lotrechter Richtung nach aufwärts und können auch Seitenzweige hervorbringen. In einem einzigen Fall entstand ein neuer Stamm, oder ein stammähnliches Gebilde, aus einem nach oben gerichteten Seitenzweige, wie das in Fig. 12, *F* linker Hand zu sehen ist.

Loeb konnte fernerhin auch einen unverwundeten Stamm zwingen, sein Wachstum am apikalen Ende einzustellen und dort Wurzeln zu bilden. Ein ziemlich großes Stammstück wurde herausgeschnitten und mit dem basalen Ende nach oben ins Wasser gehängt. Wie zu erwarten war, wuchs das obere (basale) Schnittende als Stamm weiter. Nun wurde das ganze Stück umgedreht, so daß der neue Stamm mit seiner Spitze nach abwärts gerichtet war. Unter diesen Umständen krümmte der junge Stamm sich nicht etwa nach aufwärts, wie das eine wachsende Pflanze getan hätte, sondern er gab es auf, als Stamm weiter zu wachsen und bildete an seinem ehemals apikalen Ende ein oder mehrere Wurzeln. Loeb meint dazu: »Ich wüßte nicht, auf welchem anderen Wege die Beziehungen zwischen dem Ort der Organbildung und der Orientierung des Tieres bei Antennularia bestimmt werden sollten, wenn nicht durch Schwerkraftswirkung«.

Daß Antennularia überhaupt auf die Wirkung der Schwerkraft zu reagieren vermag, scheint mir durch Loebs Experimente hinlänglich bewiesen zu sein. Aber die folgenden Versuche lehren uns, daß der Vorgang noch durch andere Faktoren erheblich kompliziert werden kann. Bei einer anderen Spezies, *Antennularia racemosa*, läßt sich nämlich leicht zeigen, daß die Schwerkraft, wenn überhaupt, so doch sicher nur einen sehr geringfügigen Einfluß auf die Regeneration haben kann. Driesch legte ein herausgeschnittenes Stammstück dieses Polypen so zwischen zwei horizontale Platten, daß die beiden Schnittenden frei

blieben. Daraufhin bildeten sich am ursprünglich basalen Ende Wurzeln.[1]) Wurde nun dieses Ende zusamt den neuen Wurzeln abgeschnitten, so entstanden meistens neue Wurzeln, in seltenen Fällen aber auch ein dünner Stamm. Wird das Regenerat abermals abgeschnitten, so entsteht ein stärkerer Stamm und ein oder zwei Wurzeln. Wiederholt man den Versuch noch einmal, so wird nur noch ein Stamm gebildet. Welche Faktoren diese Veränderungen hervorbringen, ließ sich aus diesem Experiment nicht entnehmen. Ich habe nun selbst — zuerst im Glauben *Antennularia antennina* vor mir zu haben — an *Antennularia racemosa* experimentiert. Stücke des Stammes wurden vertikal ins Wasser gehängt, teils mit dem apikalen, teils mit dem basalen Ende nach aufwärts. Es bildeten sich in fast allen Fällen an beiden Enden neue Wurzeln. In einigen Fällen, und zwar solchen, bei denen das apikale Ende nach oben gerichtet war, wuchs dieses als Stamm weiter. Auch horizontal gelegte Stücke bildeten an beiden Enden neue Wurzeln. Wenn nun an den vertikal gehängten Stücken beide Enden mit den neuen Wurzeln entfernt wurden, so kamen fast allemal neue Wurzeln wieder.

Bei einigen von meinen Experimenten ließ ich das basale Ende des Polypen in Verbindung mit dem Mutterstamm, auf welchem er gewachsen war, und legte das Stück in das gleiche Aquarium, das auch für die anderen Experimente gedient hatte. Bei diesen Stücken, die mit vertikal gerichtetem Stämmchen auf dem Boden des Aquariums lagen, bildete das obere, apikale Schnittende keine Wurzeln, sondern wuchs als Stamm weiter. Andere ebenfalls am basalen Ende befestigte Stücke wurden mit dem apikalen Ende abwärts ins Wasser gehängt, diese bildeten an ihrem unteren (apikalen) Schnittende weder einen Stamm, noch eine Wurzel.

In letzter Zeit sind diese Befunde von Stevens nachgeprüft worden. Es zeigte sich, daß kurze, mit ihrem basalen Ende befestigte und mit dem apikalen Ende nach unten gerichtete Stücke zwar eine kurze Zeit lang am unteren (distalen) Ende als Stamm weiter wuchsen, dieses Wachstum jedoch bald einstellten. In einem einzigen Falle bog sich der Stamm mit der Spitze um und wuchs nach aufwärts. Hier ist also der sichere Beweis erbracht, daß das Wachstum des Stammes von der Schwerkraft beeinflußt werden kann. Dieser Stamm wurde auch viel länger als die übrigen Stämme, die sich nicht nach aufwärts gekrümmt, und, wie gesagt, ihr Wachstum bald eingestellt hatten. Ich habe diese Experimente wiederholt (1902) und zwar mit dem gleichen Erfolg wie Stevens, daß basal befestigte, mit dem apikalen Ende nach abwärts

---

[1]) In seiner Arbeit gibt Driesch keine Auskunft über die Lage des Stückes, noch über die Methode, nach der er experimentierte. Ich bin jedoch nach einer persönlichen Mitteilung des Autors in der Lage, diesen Mangel zu ergänzen.

gerichtete, kurze Stücke eine zeitlang als Stämme nach unten weiter wuchsen, ihr Wachstum aber bald einstellten.

Stevens ist nun der Sache tiefer auf den Grund gegangen und hat gefunden, daß der wichtigste Faktor, durch welchen die Natur des Regenerates bestimmt wird, die Höhe ist, in welcher man die Stücke aus dem Stamm herausschneidet. Stücke aus der basalen Region wachsen an beiden Enden als Stämme weiter. Stücke mehr aus der Mitte, nicht zu nahe der Spitze, erzeugen an beiden Enden Wurzeln. Liegt indessen das distale Ende eines Stückes sehr nahe der Spitze, so fährt es fort als Stamm zu wachsen. Diese Resultate wurden konstant erhalten, ganz gleich wie das herausgeschnittene Stück zur Schwerkraft orientiert wird. Es folgt daraus, daß wenigstens bei dieser Spezies der Hauptfaktor innerer Natur ist. Die Schwerkraft spielt also bei den Regenerationserscheinungen von *Antennularia racemosa* nur eine sehr geringe Rolle, ob etwa auch bei der anderen Art, *Antennularia antennina*, regionäre Unterschiede vorhanden sind, bleibt noch zu untersuchen. Basale Stücke pflegen auch nach wiederholten Operationen immer wieder als Stämme weiter zu wachsen, bis ihre Wachstumsfähigkeit erschöpft ist, bzw. die äußeren Bedingungen zu ungünstig werden. Mittlere und apikale Stücke erzeugen je nach der Stärke des Stückes einige Male (oder auch öfters) Wurzeln, dann aber Stämme. Ein langes Stück, das man wiederholt um zwei bis drei mm verkürzt hatte, und das zuerst zwar immer Wurzeln erzeugt hatte, schließlich aber als Stamm weiter gewachsen war, kann abermals beginnen, Wurzeln zu bilden, wenn man es auf einmal um zwei bis drei cm verkürzt. Stücke, die nur einmal beschnitten worden sind, zeigen trotzdem oft ein zweites Wachstum von Wurzeln und Stämmen, nachdem der erste Trieb offenbar eingegangen ist. In der Regel hört zum Schluß die Produktion von Wurzeln auf und die Stücke erzeugen nur noch Stämme und zwar sowohl an beiden Schnittenden als auch an den Seitenflächen. Sehr oft werden auch Wurzeln und Stämme von den Seitenflächen erzeugt, nachdem die beiden Schnittenden abgestorben sind. Häufig wachsen neue Stämme auch aus frei ins Wasser hineinhängenden Wurzeln hervor, ganz gleich, ob diese Wurzeln von oberen oder unteren Schnittenden oder von Seitenflächen entsprungen sind. Aber auch um ein Stück Kork oder einen Kaktusdorn geschlungene Wurzeln vermögen Stämme zu erzeugen. Solche Stämme trifft man dann noch Wochen, nachdem der Mutterstamm entfernt worden war, auf dem Kork wachsend an. In diesem Falle scheinen also die sogenannten Wurzeln die Rolle der Ausläufer bei den Pflanzen zu spielen.

Wie man sich nun die Wirksamkeit der Schwerkraft auf das Wachstum von *Antennularia antennina* vorstellen soll, kann auf Grund der bisher angestellten Versuche noch nicht gesagt werden. Die einzige Vermutung, die man zurzeit darüber hegen kann, ist, daß es sich um

eine Umordnung von spezifisch leichterem und spezifisch schwererem Gewebe handelt. Eine solche Umlagerung ist ja beim Froschei, das auf den weißen Pol gedreht wird, nachgewiesen worden. Die Entwicklung wird hier durch diese Umlagerung der spezifisch verschieden schweren Massen in ganz bestimmter Weise beeinflußt, wie wir das in einem späteren Kapitel sehen werden.

Kontaktwirkung.

Loeb hat gezeigt, daß die Regeneration, wenigstens bei einigen Formen, durch die Berührung des Regenerates mit einem festen Gegenstand beeinflußt werden kann. Schneidet man ein Stück aus dem Stamm von *Tubularia mesembryanthemum* heraus und bringt das basale Ende mit einem festen Gegenstand in Berührung, so entwickeln sich



Fig. 13. Nach Loeb. *A* ein Stammstück von *Margelis*, das in eine Schüssel gelegt wurde. An den Stellen, wo der Stamm die Schüssel berührt, bilden sich Wurzeln, an den anderen Stellen Polypen. *B* Stück vom Stamm einer Tubularia an beiden Enden einen Hydranten bildend. *C Cerianthus membranaceus*. Ein seitlich angeschnittenes Stück bildet nur an der oralen Schnittfläche Tentakel.

hier Wurzeln. Am apikalen Ende werden dagegen unter keinen Umständen Wurzeln gebildet. Es liegt also der Entwicklung von Wurzeln am basalen Ende augenscheinlich auch ein innerer Faktor zugrunde. Dennoch ist die Wurzelbildung am basalen Ende sicher eine Reaktion auf den Berührungsreiz und nicht einfach eine Folge davon, daß sich etwa am basalen Ende überhaupt nur Wurzeln bilden könnten, wie folgender Versuch lehrt: Schneidet man ein Stück aus dem Stamm heraus und hängt es so ins Wasser, daß beide Enden vom Wasser bespült werden, — es ist dabei ganz gleich, ob das Stück horizontal oder vertikal hängt —, so bildet sich zuerst am apikalen und wenig später auch am basalen Ende ein neuer Hydrant (Fig. 13, *B*). Auch wenn man das apikale Ende in den Sand eingräbt, das basale aber frei vom Wasser bespülen läßt, entwickelt sich am freien, basalen Ende ein Hydrant, an dem im Sande steckenden, apikalen aber nichts.

Bei einem anderen Polypen, *Margelis carolinensis*, läßt sich der Einfluß des Kontaktreizes noch schöner demonstrieren. Auch diesen Versuch verdanken wir, wie so manchen anderen, Loeb. Wenn man einen Zweig dieses Polypen in eine Schüssel mit Wasser legt, die vor Erschütterung sorgfältig bewahrt werden muß, so entwickeln sich an denjenigen Stellen, die mit der Schüssel in Berührung kommen, Wurzeln, die sich an der Schüssel befestigen. Hier besteht kein Unterschied zwischen basalem und apikalem Ende. Dieses kann, wie Fig. 13, *A* zeigt, gerade so gut Wurzeln erzeugen, wie jenes. Wo der Zweig nicht an die Schüssel anstößt, entstehen neue Hydranten. Ein anderer Polyp, *Pennaria tiarella*, reagiert nach Loeb in ganz gleicher Weise auf den Berührungsreiz. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß, wenn ein im Wachstum begriffener Hydrant von Pennaria an einen festen Gegenstand stößt, er sich rechtwinklig von ihm wegkrümmt und nun in dieser neuen Richtung weiter wächst. Wir sehen also wieder einmal, daß ein Faktor, der das normale Wachstum zu beeinflussen vermag, genau denselben Einfluß auch auf die Regeneration ausübt.

Sehr interessant sind auch Loebs Befunde an dem Hydroidpolypen *Campanularia*. Wenn man Stücke dieses Polypen in eine Schüssel mit Seewasser legt, so werden alle Hydranten, welche den Boden der Schüssel berühren, resorbiert und in die Substanz des Stammes einbezogen. Das Coenosark stülpt sich dann überall da vor, wo der Stamm mit dem Glase in Berührung kommt, und bildet Stolonen, die ihrerseits auf ihrer oberen Fläche neue Polypen erzeugen. Loeb zeigte, daß die Hauptwachstumszone des Stolo sich am Ende befindet, so daß dasselbe aus dem Perisark hervorquillt, und das übrige Coenosark nach sich zieht. Bildet sich ausnahmsweise ein neuer Hydrant an dem alten Stamme, so zieht sich das Coenosark dorthin. Thacher, die an derselben Spezies von *Campanularia* gearbeitet hat, fand dagegen, daß überhaupt eine große Menge von Hydranten resorbiert wird, wenn die Kolonie

ins Laboratorium gebracht wird, ganz gleich ob jene den Boden der Schüssel berühren oder nicht. Diese Resorption besteht nicht etwa darin, daß die Hydranten in Leibessubstanz umgewandelt werden, sondern ihr Ektoderm und Entoderm geht zugrunde und wird ins Körperinnere des Polypen geschafft, von wo aus dann die Gewebstrümmer durch die Zirkulation der allgemeinen Körperflüssigkeit durch den ganzen Stock verstreut werden. Mit anderen Worten: die Hydranten gehen zuerst zugrunde und werden dann resorbiert.

Einfluß von Veränderungen im Chemismus der Umgebung.

Temperatur, Licht, Schwerkraft und Kontaktreize sind die gewöhnlichen äußeren Faktoren, die das Wachstum der Organismen zu beeinflußen vermögen. Die Nahrung kommt zwar auch von außen, doch kann sie erst dann einen Einfluß auf den Organismus ausüben, wenn sie in ihn aufgenommen worden ist. Organismen, die im Wasser leben, können aber auch durch die Quantität und die Qualität der im Wasser gelösten Salze beeinflußt werden, und ebenso durch die vom Wasser absorbierten Gase. Die einzigen Experimente, welche in bezug auf die Wirkung dieser Faktoren auf die tierische Regeneration angestellt worden sind, stammen von Loeb. Er legte Stücke vom Tubulariastamm in Seewasser von verschiedener Konzentration. Nach acht Tagen wurden die Stücke, die daweil Hydranten erzeugt hatten, gemessen. Es zeigte sich nun, daß das Wachstumsmaximum nicht im normalen Seewasser, sondern in solchem von viel geringerem Salzgehalt erreicht wurde. Diese Befunde werden von Loeb folgendermaßen gedeutet. Um wachsen zu können, bedürfen die Zellen von Tubularia eines bestimmten Turgors. Dieser Turgor ist vorhanden, so lange der Salzgehalt des Seewassers eine bestimmte Grenze nicht überschreitet. Diese Konzentrationsgrenze wird durch Zusatz von 1,6 gr Kochsalz zu je 100 ccm Seewasser erreicht. Mit der Abnahme des Salzgehaltes erhöht sich der Turgor der Zellen, und der höchsten Turgeszenz entspricht auch das schnellste Wachstum. Seewasser, das noch stärker verdünnt wird, wirkt auf die Zellen wie ein Gift. Das wichtigste Ergebnis dieser Versuche scheint mir zu sein, daß es sich zeigen läßt, daß die Tiere ihr Wachstumsmaximum nicht in Seewasser von normaler Konzentration erreichen, in welchem sie doch gewöhnlich leben, sondern in Salzlösungen von erheblich stärkerer Verdünnung. Normales Seewasser hat einen Salzgehalt von 3,8 %, das Wachstumsmaximum aber wird bei einem Salzgehalt von 2,2 % erreicht. Es ist unter diesen Bedingungen natürlich nicht nur das Längenwachstum ein größeres, sondern es nimmt das Volumen der Polypen nach allen drei Dimensionen zu. Ist der Salzgehalt des Seewassers größer als normal, so bleiben die Tiere entsprechend kleiner. Bei der Diskussion dieser Befunde wird von Loeb

auch noch ein anderes Moment in Betracht gezogen. Da nämlich die Fähigkeit des Wassers, Sauerstoff zu absorbieren um so geringer wird, je höher sein Gehalt an Salzen ist, so könnte man daran denken, daß das geringere Wachstum durch den Mangel an Sauerstoff hervorgerufen wird. Indessen zeigt eine einfache Überlegung, daß der Unterschied doch wohl zu gering ist, als daß er wesentlich in Betracht kommen könnte.

Aber es spielt nicht nur der Konzentrationsgrad des Seewassers eine große Rolle bei der Regeneration, dadurch, daß er die osmotischen Bedingungen der Zellen verändert, sondern auch die Qualität der vorhandenen Salze ist für den gesamten Stoffwechsel der Tiere von größter Wichtigkeit. Eine Reihe von Untersuchungen, die wir hier nicht näher besprechen können, hat Loeb gezeigt, daß die Regeneration von Tubularia nur bei Anwesenheit von etwas Kalium und Magnesium im Wasser möglich ist. Jedoch darf auch nicht zu viel Kalisalz vorhanden sein. Ein wenig ist nötig, zu viel verlangsamt und noch mehr verhindert die Regeneration überhaupt.

Daß eine gewisse Menge von Sauerstoff im Seewasser enthalten sein muß, damit Regeneration eintreten kann, wird durch folgende Experimente bewiesen. Steckt man das eine Ende eines Stammstückes von Tubularia so in ein Röhrchen, daß es hermetisch von der Umgebung abgeschlossen wird, so entwickelt sich jetzt, wenn man das Röhrchen in den Sand des Aquariums steckt, nur an dem freien Ende ein Hydrant, aber keiner an dem Ende, das in dem Röhrchen steckt. Dieses Ergebnis muß dem Mangel an Sauerstoff zugeschrieben werden, denn wenn man das Ende jetzt aus dem Röhrchen herauszieht, so kann sich auch an diesem Ende ein Hydrant entwickeln.

Noch eindeutiger ist folgendes Experiment: Hängt man ein Stammstück von Tubularia so ins Wasser, daß das eine Ende dem Boden des Aquariums ganz nahe kommt, aber ihn eben noch nicht berührt, so entwickelt sich an diesem Ende kein Hydrant. Den Grund hiervon sucht Loeb, wohl mit Recht, in dem geringeren Sauerstoffgehalt des Wassers in den Schichten, direkt über dem Boden des Gefäßes.[1])

Allgemeine Schlußfolgerungen.

Die Wirksamkeit äußerer Faktoren beruht in einigen Fällen offenbar nicht so sehr darauf, daß sie Regenerationsgeschehen überhaupt auslösen, sondern vielmehr darauf, daß sie den Charakter des Regenerates bestimmen. Aber selbst wenn bei Antennularia der Charakter des Regenerates gewöhnlich durch die Schwerkraft bestimmt wird, so wäre es doch denkbar, daß ein auf einem rotierenden Rade befestigtes, in

[1]) Jacobson hat nachgewiesen, daß die Wasserschichten am Boden, direkt über dem Sand, arm an Sauerstoff sind.

Regeneration begriffenes Stück immer an seinem apikalen Ende einen neuen Stamm, an seinem basalen aber Stolonen erzeugt. Freilich fand bei einem Experimente dieser Art, das ich angestellt habe, überhaupt keine Regeneration statt, aber ich schiebe diesen Mißerfolg nicht so sehr darauf, daß die Richtung, in der die Schwerkraft angriff, konstant verändert wurde, sondern vielmehr auf die Erschütterung und auf die Reibung der Schnittenden gegen das Wasser. Stevens ist es nun in der Tat gelungen, nachzuweisen, daß, wenn Stücke von *Antennularia racemosa* auf der langsam rotierenden Drehscheibe gehalten werden, die Regeneration gerade so stattfindet, wie wenn die Stücke vertikal stehen. Die anderen Faktoren, wie Temperatur, Nahrung oder Sauerstoff bestimmen dagegen auch den Charakter des Regenerates nicht, sondern können nur das Tempo des Prozesses beeinflussen. Auch die verschiedene Konzentration des Seewassers kann im allgemeinen nur auf Umfang und Geschwindigkeit der Regeneration wirken, möglicherweise gibt es aber auch Fälle, in welchen auch die Qualität des Regenerates durch bestimmte Salze verändert werden kann.

Es muß ferner festgehalten werden, daß die Tiere, bei denen normales Wachstum und Regeneration durch äußere Faktoren, wie Licht, Schwerkraft, Kontakt usw. beeinflußt werden kann, festgewachsene Tiere sind, welche ihre Lage zu diesen physikalischen Faktoren nicht ändern können. Sie bilden nur einen kleinen Bruchteil derjenigen Tiere überhaupt, bei denen Regeneration beobachtet worden ist. Tiere, die sich frei bewegen können, unterliegen in der Regel weder beim normalen Wachstum, noch bei der Regeneration der Wirksamkeit von Schwerkrafts- oder Kontaktreizen, da sie ja unter natürlichen Bedingungen ihre Lage zu diesen Reizen beständig verändern. Temperatur, Nahrung und die im Wasser befindlichen Salze wirken dagegen auf frei bewegliche Tiere in ganz gleicher Weise, wie auf festgewachsene. Die allerwichtigste Tatsache aber, die in bezug auf die Wirksamkeit äußerer Faktoren bis jetzt festgestellt worden ist, ist, daß dieselben Faktoren, die das normale Wachstum beeinflussen, in gleicher Weise auch auf die Regeneration wirken.

Leider ist die Analyse derjenigen äußeren Faktoren, die das Wachstum der Tiere beeinflussen, bis jetzt noch lange nicht so vollständig durchgeführt worden, wie es für die Pflanzen geschehen ist, besonders für die Fälle, wo mehrere Faktoren zugleich wirken. Die Diskussion der bei den Pflanzen in Betracht kommenden äußeren Faktoren wird in einem späteren Kapitel folgen. Vorläufig wollen wir uns dem Studium der bei der tierischen Regeneration wirksamen, innern Faktoren zuwenden.

III. Kapitel.

Die inneren Faktoren der Regeneration bei den Tieren.

Im vorigen Kapitel haben wir die verhältnismäßig geringe Zahl von Fällen besprochen, in denen äußere Faktoren einen bestimmenden Einfluß auf die Regeneration auszuüben vermögen. In allen übrigen bis jetzt bekannten Fällen ist die Regeneration indessen lediglich von inneren Faktoren abhängig. Das heißt: In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bestehen keinerlei direkte Beziehungen zwischen dem Regenerationsgeschehen und der Wirksamkeit äußerer Agentien, wie wir sie im vorigen Kapitel kennen gelernt haben. Natürlich müssen gewisse äußere Bedingungen, wie die Anwesenheit von Sauerstoff, eine bestimmte Temperatur, in gewissen Fällen auch ein bestimmter Feuchtigkeitsgehalt usw. gegeben sein, damit der Prozeß überhaupt stattfinden kann, aber diese Bedingungen stehen in keinem ursächlichen Zusammenhang mit dem Regenerationsgeschehen, und sind für die Erhaltung des Lebens und das Wachstum der betreffenden Spezies auch sonst unentbehrlich.

Polarität und Heteromorphose.

Daß in der Regel an Stelle eines abgeschnittenen Kopfes an der vorderen Schnittfläche eines hinteren Körperstückes ein neuer Kopf und an Stelle eines abgeschnittenen Schwanzes an der hinteren Schnittfläche eines vorderen Stückes ein neuer Schwanz regeneriert wird, diese Tatsache war schon Trembley, Spallanzani und Bonnet bekannt gewesen. Aber erst Allman erkannte, daß diesem Geschehen eine gewisse Gesetzmäßigkeit zugrunde liegen müsse, für welche er den Namen »Polarität« einführte.[1])

Bei einer ganzen Reihe von Tieren sehen wir, daß an der einen der beiden Schnittflächen Regenerationsgeschehen weit leichter ausgelöst wird, als an der anderen. Der Grund für diese Verschiedenheit darf nun nicht etwa in einem Mangel an regenerativen Potenzen der betreffenden Körperregion gesucht werden, sondern es wird dieselbe

---

[1]) »Der Tubulariastamm besitzt also in bezug auf seine formativen Potenzen eine ausgesprochene Polarität, die besonders deutlich wird, wenn man ein Stück aus der Mitte des Stammes herausschneidet.« Allman 1864.

offenbar lediglich durch die Natur des zu regenerierenden Organes bedingt. So sehen wir ja, daß, wenn man bei einem Regenwurm ein kleines Stück vom Vorderende abschneidet, sich an der vorderen Schnittfläche des hinteren Stückes ohne weiteres ein neuer Kopf entwickelt, während an der hinteren Schnittfläche des vorderen Stückes

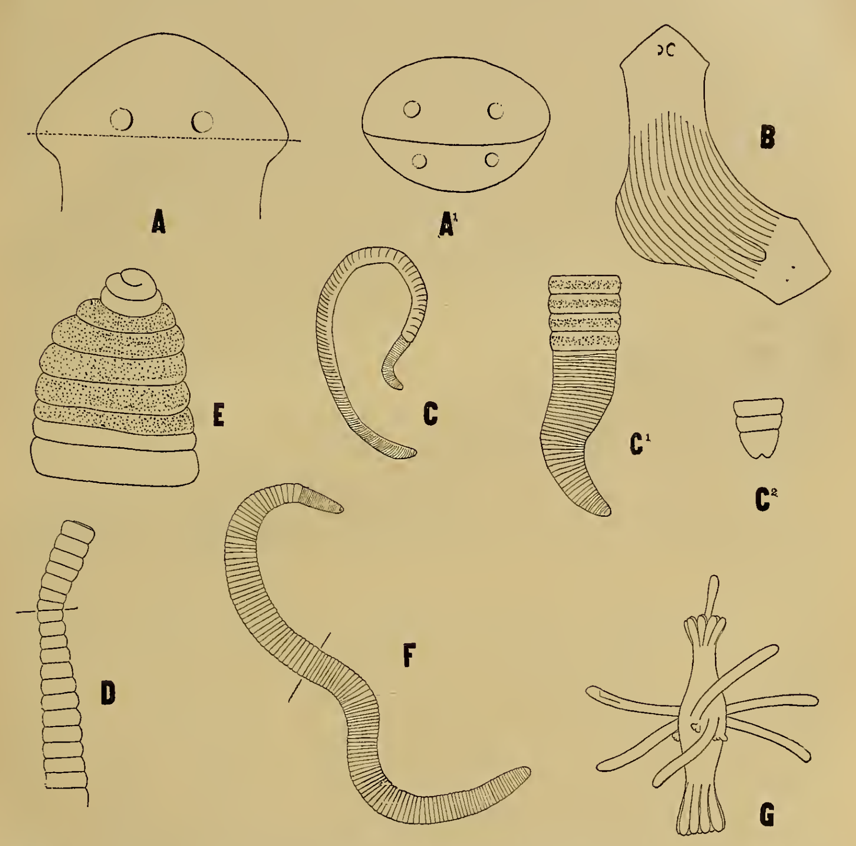


Fig. 14. Kopf von *Planaria lugubris*. Die Linie zeigt die Höhe an, in der A^1 abgeschnitten wurde. A^1 heteromorphische Regeneration eines neuen Kopfes an der hinteren Schnittfläche von *A*. *B* ein Stück von *Pl. maculata*, das an jedem Ende einen neuen Kopf regeneriert. *C* Hinterende von *Allolobophora foetida*, das an seiner vorderen Schnittfläche einen neuen Schwanz regeneriert hat. C^1 der heteromorphische Schwanz vergrößert. C^2 die Spitze desselben noch stärker vergrößert. *D* Vorderende einer *A. foetida*, so auf eine vordere Schnittfläche eines anderen Exemplars derselben Spezies gepfropft, daß die hintere Schnittfläche freibleibt. Diese beginnt eben zu regenerieren. *E* nach Hazen. Dasselbe Experiment. Ein neuer Kopf bildet sich an der hinteren freien Schnittfläche. *F* zwei lange Stücke von *A. foetida* werden mit den oralen Enden miteinander vereinigt und nach der Verheilung das eine Stück wieder abgeschnitten. An der so gesetzten hinteren Schnittfläche bildet sich ein neuer Schwanz. *G* der Hydrant einer sich entwickelnden *Tubularia mesembryanthemum* wird abgeschnitten. An seiner proximalen Schnittfläche bildet sich eine neue Proboscis.

entweder überhaupt keine Regeneration erfolgt, oder doch erst nach geraumer Zeit. Dieselben Verhältnisse, nur umgekehrt, finden wir, wenn man ein kleines Stück vom Hinterende abschneidet. In diesem Falle entwickelt sich zwar an der hinteren Schnittfläche des vorderen Stückes ein neuer Schwanz, aber an der vorderen Schnittfläche des hinteren Stückes tritt entweder überhaupt keine Regeneration ein oder doch erst erheblich später. Aber auch in den Fällen, in denen nach langer Pause doch noch Regeneration erfolgt, entwickeln sich an der hinteren Schnittfläche des vorderen, bzw. der vorderen Schnittfläche des hinteren Stückes nicht etwa die Gebilde, die man nach der Polarität des regenerierenden Teiles hätte erwarten dürfen, sondern ganz andere. Ein zweiter, nur in entgegengesetztem Sinne gerichteter Kopf bildet sich an der hinteren Schnittfläche eines kurzen Vorderstückes und ein zweiter, nur umgekehrt gerichteter Schwanz an der vorderen Schnittfläche des kurzen Hinterstückes. Die Polarität des neugebildeten Organes ist also im Vergleich zu dem Organ, aus dem es hervorgegangen ist, umgekehrt worden. Die Regeneration solcher heteromorphischer Organe findet, wie bereits gesagt, beim Regenwurm nur mit beträchtlicher Verzögerung statt. Auch bei Tubularia erfolgt die heteromorphische Regeneration eines umgekehrten Kopfes mit einer Verzögerung von etwa 24 Stunden. Bei *Planaria lugubris* dagegen, wo allemal dann ein zweiter, umgekehrter Kopf gebildet wird, wenn der Schnitt dicht hinter den Augen geführt wird, ist die Verzögerung, wenn überhaupt von einer solchen die Rede sein kann, nur ganz unbedeutend.

Wir sahen, daß bei dem Regenwurm und bei Planaria die Entwicklung umgekehrt gerichteter Gebilde in gewissen Beziehungen zu dem Teil des Körpers steht, durch welchen der Schnitt geführt wurde, daß also dieses Geschehen von inneren Faktoren abhängig sein müsse. Es erhebt sich nun die Frage, ob etwa die Anwesenheit ganz bestimmter Organe an der betreffenden Schnittfläche dafür verantwortlich gemacht werden kann. Man könnte sich ja sehr wohl vorstellen, daß Zellen, welche von ganz bestimmten Organen gebildet werden, einen ganz bestimmten Charakter besitzen; indem nun derartige Zellen von ganz bestimmter Spezifität in das Regenerat eingehen, könnten sie sehr wohl seine Natur bestimmen und so den Faktor ausmachen, welcher die Umkehrung der Polarität bewirkt. So könnte zum Beispiel die Anwesenheit von Ösophagus- oder Pharynxgewebe an der hinteren Schnittfläche eines vorderen Stückes vom Regenwurm die Ursache davon sein, daß sich hier ein neuer Pharynx bildet, dieser neue Pharynx nun könnte seinerseits die Differenzierung des übrigen Gewebes derart beeinflussen, daß sich ein neuer Kopf, und nicht ein neuer Schwanz bildet. An einem hinteren Stück könnte die Anwesenheit der Intestinalorgane die Ursache davon sein, daß sich an der vorderen Schnittfläche

kein neuer Kopf, sondern ein neuer Schwanz entwickelt. Man kann indessen zeigen, daß sich ein neuer Kopf an vorderen Schnittflächen hinterer Stücke doch entwickeln kann, trotzdem durch den Schnitt kein anderes Organ getroffen worden ist als der Magendarmtraktus, wie das manchmal vorkommt, wenn man den Schnitt etwas kranial von der Körpermitte führt. Ebenso kann es vorkommen, daß sich ein neuer Schwanz an der hinteren Schnittfläche eines vorderen Stückes bilden kann, daß nurmehr noch den Ösophagus oder vielleicht gar nur den Pharynx enthält. Bei Planarien habe ich diesem Punkte meine spezielle Aufmerksamkeit gewidmet, indessen habe ich bis jetzt noch nichts finden können, was auf konstante Beziehungen zwischen der Natur des Regenerates und der An- bzw. Abwesenheit gewisser Organe an den Schnittenden schließen lassen könnte.

Anstatt die Ursache der Heteromorphose in der Beeinflussung des Regenerates von Seiten irgend eines bestimmten Organes zu suchen, könnte man auch daran denken, daß die Gewebe an den Schnittenden nur imstande wären, ihr Gleiches zu erzeugen. Der Charakter des Regenerates würde dann durch die Totalität der so gebildeten Gewebe, die zu seinem Aufbau dienen, bestimmt werden. Immerhin wäre auch dies nur eine bloße Annahme und der Beweis dafür, daß es sich wirklich so verhält oder auch nur so verhalten könnte, ist bis jetzt noch nicht erbracht worden.

In letzter Linie käme die Hypothese der organbildenden Stoffe in Betracht. Man müßte dann annehmen, daß gewisse Substanzen im Kopf, gewisse andere im Schwanz vorhanden wären, die imstande sind, die Art der Differenzierung des Regenerates zu bestimmen. Aber auch diese Hypothese stößt auf ernstliche Hindernisse. Erstens gibt sie uns gar keine wirkliche, sondern nur eine Scheinerklärung. Wir wissen ja weder etwas von der Existenz derartiger Stoffe, noch von ihrer Fähigkeit, das zu leisten, was wir von ihnen verlangen, müssen also beides hypostasieren. Bis also erstens nachgewiesen ist, daß solche spezifische Stoffe in den betreffenden Körperteilen überhaupt vorkommen, und zweitens, daß sie auch bei der Regeneration befähigt sind, die Natur des Regenerates zu bestimmen, ist uns mit dieser Hypothese wenig geholfen, im Gegenteil, sie ist geeignet, unter Umständen unsere Aufmerksamkeit von der wirklichen Lösung des Problems abzuziehen.

Bonnet, der zuerst die Theorie der organbildenden Stoffe aufgestellt hat, war auch gleich noch weiter gegangen, und hatte angenommen, daß diese Stoffe eine ganz bestimmt gerichtete Strömung besäßen; und zwar sollten die kopfbildenden Stoffe natürlich kopfwärts, die schwanzbildenden schwanzwärts strömen. Diese Hilfsannahme war nicht zu umgehen, wenn man die Regeneration eines neuen Kopfes am vorderen, und die eines neuen Schwanzes am hinteren Ende mit Hilfe organbildender Stoffe erklären wollte. Dann müßte also in Fällen von

Heteromorphose, falls die Strömungshypothese auch hier aufrecht erhalten werden soll, die Strömung in umgekehrter Richtung erfolgen, wie bei der homomorphischen Regeneration; oder man müßte für jene Fälle diesen Teil der Hypothese überhaupt fallen lassen und annehmen, daß die Heteromorphosen dann entstünden, wenn der Schnitt so nahe hinter dem Kopf, bzw. vor dem Schwanz geführt wird, daß sich an den Schnittenden große Menge der für diese Organe spezifischen Stoffe befinden. Es ist klar, daß eine Hypothese, die so von Grund aus verändert werden muß, um beide Regenerationsarten zu erklären, keinen Anspruch auf ernstliche Betrachtung machen kann. Mir persönlich scheint von allen Möglichkeiten, die wir eben als eventuelle Ursachen der Heteromorphosen erwogen haben, die zuerst besprochene die einfachste und wahrscheinlichste zu sein. Was das aber für Organe sein könnten, die dergestalt das Regenerationsgeschehen zu beeinflussen vermögen, darüber sind wir noch völlig im Unklaren. Jedenfalls beweist die Tatsache, daß sowohl Bardeen, wie ich, bei Planarien auch an Körperstellen, die weit von der Kopfgegend entfernt liegen, Heteromorphosen erzeugen konnten, daß eventuell auch noch andere Faktoren als die Anwesenheit von Kopfgewebe oder kopfbildender Stoffe dieses Resultat hervorrufen können. Haben wir erst einmal die Faktoren gefunden, die an diesen weit vom Kopf entfernten Stellen Heteromorphosen bewirken, dann wird es leicht sein, auch die in der Nähe des Kopfes erfolgenden auf dieselbe Weise zu erklären. Freilich muß man immerhin daran denken, daß dasselbe Resultat auch durch verschiedene Faktoren bedingt werden kann, da ja auch die inneren Bedingungen an den verschiedenen Stellen des Körpers verschieden sind.



Fig. 15. Nach Voigt. Planaria, an der drei seitliche Schrägschnitte gemacht sind. Der vorderste (links) geht von hinten schräg nach vorn. Hier hat sich ein neuer Schwanz gebildet. Der eine auf der rechten Seite geht von vorn schräg nach hinten. Hier hat sich ein neuer Kopf gebildet. Am hintersten Schnitt (wieder links) hat sich ein neuer Kopf mit Pharynx und ein schwanzähnlicher Auswuchs gebildet.

Cerfontaine fand, daß, wenn man den Korallenpolypen *Astroides calycularis* in zwei Stücke schneidet und das basale Ende in dem Becher läßt, sich von hier aus ein neues orales Ende regeneriert, während das herausgenommene orale Ende an seiner basalen Schnittfläche eine zweite (heteromorphische) Mundscheibe erzeugt. Auch bei einer See-

anemone — Sagartia luciae — erfolgt nach Hazen heteromorphische Regeneration, wenn das orale Ende dicht hinter der Mundscheibe abgeschnitten wird; legt man den Schnitt etwas tiefer, so regeneriert das orale Stück an seinem unteren Ende ein neues Fußstück.

Auch noch bei einer Reihe von Hydroiden sind Heteromorphosen beobachtet worden, so bei Tubularia, Pennaria, Hydra, Hydractinia, Podocoryne und einigen anderen.

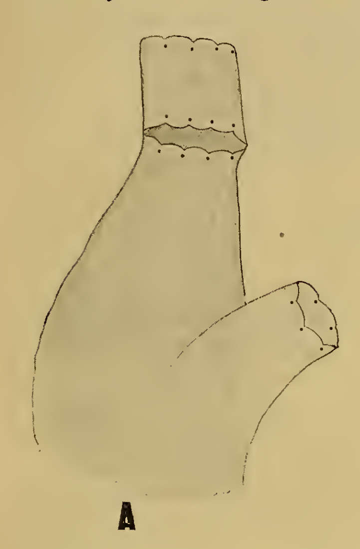




Fig. 16. *A* nach Loeb. Das Vorderende von *Ciona intestinalis* mit dem Einströmungssiphon wird zum Teil abgeschnitten. Es bilden sich an beiden Wundrändern Augenflecke. *B* (nach T. H. Morgan). Dasselbe Ergebnis am Ausströmungssiphon.

Ein anderer Befund, der aber gleichfalls mit der Polarität des betreffenden Teiles zusammenhängt, ist bei *Cerianthus membranaceus* erhoben worden. Schneidet man aus dem Leib dieses Polypen seitlich ein dreieckiges Stück heraus, so bildet sich um den unteren Wundrand herum ein Halbkreis von Tentakeln, wie das Fig. 13, *C* zeigt. Die Anwesenheit eines freien, distalen Randes an der unteren Wundöffnung ist also ein genügender Reiz, um die Entwicklung von Tentakeln auszulösen.

Einen ganz ähnlichen Befund erhält man, wenn man am Leibe einer Planarie seitliche Einschnitte anbringt. Es bildet sich dann jedesmal an dem unteren, distalwärts freien Wundrande ein neuer Kopf, wie das Fig. 15 zeigt.

Auch ein von Loeb an der Ascidie *Ciona intestinalis* erhobener Befund gehört hierher. Wenn man bei diesem Tier den Einströmungssiphon zur Hälfte abtrennt, so entwickeln sich um den Wundrand herum neue Augenflecke (Fig. 16, *A*). Ich habe diesen Versuch mit gleichem Erfolge, wie Loeb, nachgeprüft, und auch konform mit diesem Autor das gleiche Verhalten am Ausströmungssiphon feststellen können (Fig. 16, *B*). Es bilden sich in beiden Fällen übrigens nicht nur am unteren (distalwärts freien), sondern auch am oberen (proximalwärts gerichteten) Wundrande solch neue Augenflecke. Es ist allerdings sehr wohl möglich, daß dieses Resultat nicht durch einen inneren, sondern einen äußeren Reiz zustande kommt, und dasselbe gilt wohl auch für die Befunde bei Cerianthus, bei Planaria dagegen ist die Wirksamkeit eines inneren Faktors wahrscheinlicher.

Etwas komplizierter liegen die Dinge bei Tubularia, deren Polaritätsverhältnisse von Driesch, Loeb, King, Stevens und Morgan untersucht worden sind. Gewöhnlich entwickelt sich am Oralende eines Stückes ein Hydrant und ein Stolo am Basalende. Häufig bildet sich jedoch auch an diesem kein Stolo, sondern auch ein Hydrant. Dieser heteromorphische Hydrant entwickelt sich gewöhnlich erst nach Entstehen des oralen Hydranten, wenn er aber zu gleicher Zeit mit diesem angelegt wird, so verläuft seine Bildung in demselben Tempo. Bindet man das orale Ende ab oder steckt es in Sand, so entwickelt sich unfehlbar ein basaler Hydrant und zwar in beschleunigtem Tempo. Loeb hält das für ein Zeichen, daß die Polarität des Stückes umgedreht worden ist. Morgan und Stevens konnten jedoch mittels folgenden Experimentes zeigen, daß dies nicht der Fall ist. Nach Entfaltung des basalen Hydranten wurde das Stück in kleine Stücke zerschnitten. Diese kleineren Stücke bildeten nun einen neuen Hydranten in der Regel an ihrem ursprünglich apikalen Ende, wodurch bewiesen ist, daß die Polarität durch die schnellere Entwicklung des basalen Hydranten nicht umgedreht worden ist. Nur in unmittelbarer Nachbarschaft des aboralen Hydranten scheint etwas dergleichen erfolgt zu sein, denn es bildet sich an kleinen Stücken, die dieser Gegend entnommen sind, meistens ein basaler Hydrant.

Ein noch helleres Licht auf die Beziehungen zwischen oralen und aboralen Hydranten werfen einige jüngst von mir ausgeführte Experimente. Driesch und ich haben nachgewiesen, daß die Regeneration um so schneller erfolgt, je näher dem ursprünglichen Hydranten der Schnitt geführt wird, dasselbe gilt nach meinen Befunden für den aboralen Hydranten. Das orale Ende eines Stückes entwickelt sich zuerst, zum Teil, weil es an dem ursprünglich oralen Ende mehr Hydrantenbildungsmaterial enthält, wie in dem übrigen Stück. Die Bildung der oralen Hydranten hemmt die der aboralen. Das scheint vor allem daran zu liegen, daß das orale Ende all die Nahrungstoffe

an sich zieht und verbraucht, die nötig sind, um die Hydrantenbildung zu unterhalten. Wird das orale Ende abgebunden, so entwickelt sich hier kein Hydrant. Dann sammeln sich die in dem alten Gewebe aufgestapelten und nunmehr in Zirkulation gesetzten Nahrungsstoffe am aboralen Ende an und lösen dort Hydrantenbildung aus.

Die Polarität von Tubularia wird also, meiner Meinung nach, dadurch bedingt, daß die chemischen Stoffe, aus denen sie zusammengesetzt ist, in ganz bestimmter Weise von vorn nach hinten geschichtet sind. Andre Faktoren können sich stärker erweisen als diese Schichtung, doch nur soweit es sich um Hydrantenbildung handelt. Die Bildung von Stolonen am oralen Ende auszulösen, ist noch nie gelungen. Ich habe diesen Gedankengang in dem Kapitel über Regenerationstheorien weiter ausgeführt.

Seitliche Regeneration.

Diejenigen Fälle von Regeneration, die uns am vertrautesten sind, pflegen am vorderen bzw. hinteren Ende der Tiere zu erfolgen. So haben wir uns ganz begreiflicherweise daran gewöhnt, von Polarität nur in Hinsicht der längsten Achse des tierischen Körpers zu sprechen. Es gibt indessen auch eine Menge von seitlichen Regenerationen, bei denen sich eine ganz ähnliche Gesetzmäßigkeit nachweisen läßt. Wir kennen Beispiele von seitlicher Regeneration schon von solchen Fällen her, wie die Regeneration eines Triton- oder Krebsbeines. Doch erfolgt ja hier die Regeneration in Richtung der langen Achse der betreffenden Extremität. Man kann daher den Vorgang so deuten, daß hier nicht die Polarität des ganzen Körpers, sondern die des Beines bestimmend ist. Es gibt indessen bei andern Organismen Regenerationen von rein seitlichem Charakter. So habe ich das vordere Ende von einem Regenwurm, oder selbst von einem Lumbriculus, längs gespalten und die eine Hälfte entfernt. Daraufhin wurde das in Verlust geratene Stück von dem mit dem übrigen Wurm in Verbindung gebliebenen aus regeneriert. Ebenso hatte schon Trembley eine Hydra längs gespalten, woraufhin dann jedes Teilstück sich eingerollt und einen neuen Polypen gebildet hatte. Bickford, Driesch und ich haben dieselben Resultate mit Stammstücken von Tubularia erhalten.

Aber auch bei den Planarien mit abgeflachtem, breiten Körper findet leicht seitliche Regeneration statt. Spaltet man einen solchen Wurm längs der Mittellinie in zwei Stücke (Fig. 11, *A*), so regeneriert jede Hälfte das, was ihr fehlt. Die Regeneration kommt so zustande, daß zuerst an der Schnittfläche sich neues Gewebe bildet, in welches dann Ausläufer des alten Verdauungstractus einwachsen. Aber es findet auch dann noch seitliche Regeneration statt, wenn man den Wurm in zwei ungleiche Hälften spaltet. An dem größeren von den

beiden Teilstücken bildet sich dann, ganz wie oben, neues Gewebe an der offenen Seite, in welches der Darm neue Verzweigungen sendet. Auch an dem kleineren Stück erscheint zuerst neues Gewebe längs der Schnittfläche, es bildet sich dann auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe ein frischer Pharynx (Fig. 17, *a*, *b*, *c*) und neue Darmverzweigungen wachsen von der Grenzzone der beiden Gewebe her in das Regenerat hinein. Der neue Wurm, der sich dergestalt aus einem Teilstück entwickelt, das schmäler war, als die halbe Breite des alten Wurmes, wird nun aber nicht breiter als das Teilstück war, aus dem er entstanden ist; denn es geht während des Prozesses ebensoviel an altem Gewebe verloren, wie sich an neuem gebildet hat. Ebenso büßt das Stück während des Regenerationsvorganges auch an Länge ein. Wenn man den neu entstandenen Wurm jetzt aber ordentlich füttert, so wächst er bald zu einem symmetrischen Tier von voller Größe heran.

Es ist nun von einigen Organen, wie z. B. dem Darm, nicht schwer zu begreifen, wie sie bei diesem Regenerationsmodus von der Seite her in das Regenerat einwachsen können. Viel schwerer erscheint aber die Frage, auf welchem Wege rein longitudinale Organe, wie die Nervenstränge oder die Geschlechtsorgane bei der seitlichen Regeneration neu gebildet werden. Bardeen hat die Entwicklung der Nervenstränge bei der seitlichen Regeneration von Planarien untersucht und kommt zu folgendem Schlusse. Ist das alte Gehirn oder ein Teil von ihm noch vorhanden, so wächst von hier aus ein neuer Nervenstrang in kraniokaudaler Richtung in das Regenerat ein. Ist das alte Gehirn aber vollständig entfernt worden, so bildet sich an dem vorderen Ende des in dem alten Stück noch vorhandenen Nervenstammes ein neues Gehirn, von dem aus dann die Regeneration des anderen Seitenstammes erfolgt. Darüber aber, wie die Regeneration der nervösen Organe in Stücken erfolgt, die so weit entfernt von der Mittellinie abgeschnitten wurden, daß sie überhaupt keine Nervenstränge mehr besitzen, vermag er keine Auskunft zu geben. Ich habe jedoch feststellen können, daß sich auch dann ein neues Gehirn bildet, wenn keiner von den Längsnerven mehr in dem regenerierenden Stück vorhanden ist.

Endlich müssen wir noch einige interessante Tatsachen in betreff der Bildung eines neuen Kopfes an longitudinalen Teilstücken besprechen. Schneidet man bei einer Planarie ein Stück an der einen Seite des Körpers in der Weise heraus, daß es überhaupt keine vordere Schnittfläche besitzt (s. Fig. 17, *A*), so bildet sich nichtsdestoweniger ein neuer Kopf an dem vorderen Ende des an der offenen Seite neu gebildeten Gewebes. Er sieht zuerst nach der einen Seite, nimmt aber nach und nach eine rostrale Stellung ein. In diesem Falle entwickelt sich also ein axiales Organ anfangs in seitlicher Richtung. Man könnte allerdings die Sache auch so auffassen, daß die Anlage des neuen Kopfes

sich nicht an der seitlichen Schnittfläche des alten Gewebes bildet, sondern erst am vorderen Ende des neugebildeten Materiales. Indessen spricht zugunsten dieser Annahme sehr wenig. Das Material für den neuen Kopf erscheint nämlich zur selben Zeit, wie das übrige junge Gewebe an der offenen Seite des alten Stückes; ja bei sehr kleinen Teilstücken wird sogar das gesamte sich neu bildende Material zur Bildung des Kopfes verwandt (Fig. 17, *d*). Manchmal entstehen sogar zwei seitlich gerichtete Köpfe (Fig. 17, *e*).

Außerordentlich interessante und bedeutungsvolle Resultate haben folgende Experimente über seitliche Regeneration von Planarien ergeben. Es wurden Querstücke in drei verschiedenen Höhen herausgeschnitten — einmal aus der vorderen, ein anderes Mal aus der mittleren und ein drittes Mal aus der hinteren Körpergegend des Wurmes —, dann wird an allen drei Stücken seitlich ein Stück abgeschnitten, jedes bildet dann einen neuen Wurm, bei jedem aber befindet sich der Pharynx an einer anderen Stelle. Beim vorderen Stück bildet es sich längst der lateralen Schnittfläche, aber näher dem hinteren Ende des Stückes, beim mittleren ebenda, aber mehr in der Mitte, und beim hinteren ebenfalls längs der lateralen Schnittfläche, aber mehr nach vorn. So wird die Lokalisation des Pharynx durch die Gegend bestimmt, aus der das Stück stammt, die Lage des Pharynx hängt also von der Beschaffenheit des regenerierenden Stückes ab. Das Material ist zwar an und für sich totipotent, seine Differenzierung wirkt aber auf die Lokalisation des Regenerates.

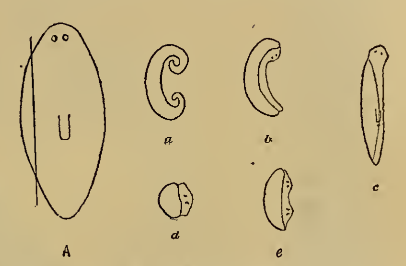


Fig. 17. Ein seitlich von *Planaria maculata* herausgeschnittenes Stück. *a*, *b*, *c* Regeneration derselben. *d* Regeneration eines Kopfes an einer seitlichen Schnittfläche. *e* Regeneration von zwei Köpfen.

Regeneration von einer schrägen Schnittfläche aus.

Wir werden jetzt eine Reihe interessanter Erscheinungen besprechen, die bei der Regeneration von schiefen Schnittflächen aus beobachtet worden sind. Barfurth war es, der den ersten derartigen Fall beschrieben hat. Er schnitt den Schwanz einer Kaulquappe schräg ab und sah nun, (Fig. 18, *B*), daß der neu regenerierte Schwanz sich anfangs senkrecht zu der Schnittfläche entwickelte. Auf diese Weise bildet die Achse dieses neuen Schwanzes mit der Achse des alten einen Winkel, welcher dem Neigungswinkel der Schnittrichtung entspricht. Im Inneren des neuen Schwanzes verläuft die Chorda, welche die direkte Fortsetzung der alten bildet und sich bis in die Schwanz-

spitze erstreckt. Um sie herum gruppieren sich die übrigen Organe ganz genau in derselben Weise, wie um die Chorda eines normalen Schwanzes, jedes an seiner entsprechenden Stelle. Wenn nun der neu gebildete Schwanz größer wird, dreht er sich nach und nach in

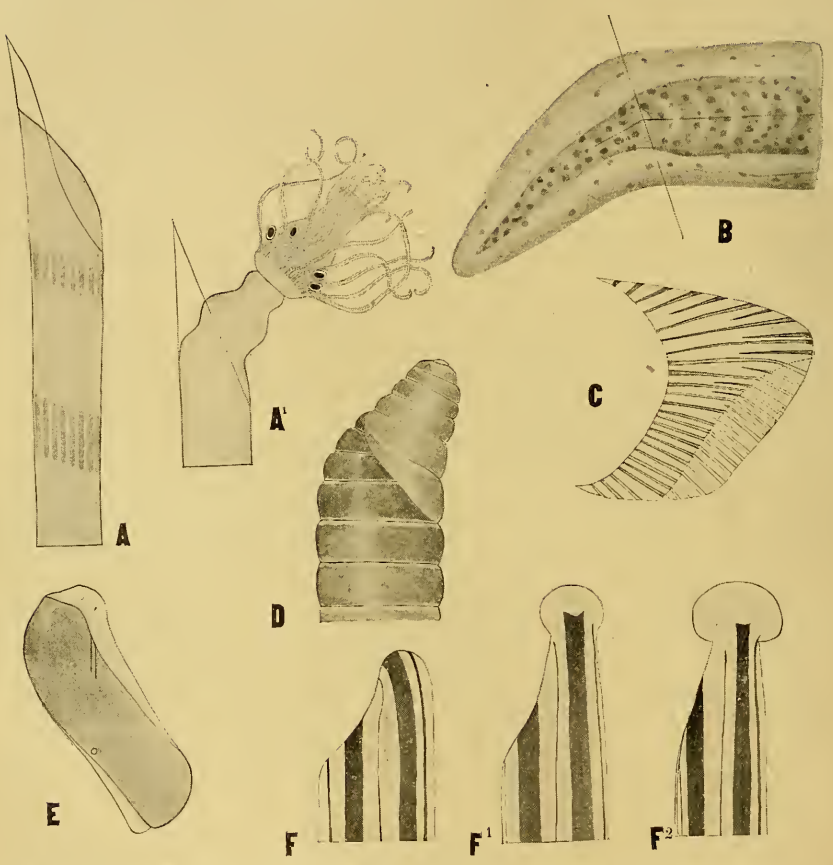


Fig. 18. *A*, *A*[1] nach Driesch. Ein Stück vom Stamm von Tubularia schräg abgeschnitten. Die Tentakel stehen schräg. *A'* dasselbe in einer späteren Entwicklungsphase. *B* nach Barfurth. Kaulquappenschwanz von einer schrägen Schnittfläche aus regenerierend. *C* Schwanz von Fundulus gleichfalls von einer schrägen Schnittfläche aus regenerierend. *D* nach Hescheler. Dasselbe beim Regenwurm. *E* ein Stück von Planaria, Kopf und Schwanz von zwei schrägen Schnittflächen aus regenerierend. *F*, *F*[1], *F*[2] drei Entwicklungsstadien von Bipalium von einer schrägen Schnittfläche aus einen neuen Kopf regenerierend.

die Richtung der Körperachse. Ähnliche Vorgänge sind bei der Regeneration von schiefen Schnittflächen aus auch bei einer Reihe anderer Tiere beschrieben worden, so von Hescheler und dem Autor bei Regenwürmern, und zwar sowohl am vorderen Ende, wie am hinteren

(Fig. 18, *D*). Auch bei einem Knochenfisch, *Fundulus* regeneriert nach meinen eigenen Befunden eine schief abgeschnittene Schwanzspitze in ganz analoger Weise (Fig. 18, *C*). Die Erklärung, die ich für diesen Modus der Regeneration vorschlagen möchte, ist folgende: Die Richtung der Körperachse ist bis zu einem gewissen Grade ohne Einfluß auf die Wachstumsrichtung des sich neu bildenden Materiales. Es entsteht also ein symmetrisches Gebilde, welches den schrägen Schnittrand als Basis hat. Die Symmetrieachse dieses neuen Schwanzes wird gegeben durch eine Linie, welche den Mittelpunkt des Schnittrandes mit dem Mittelpunkt der Schwanzspitze verbindet. Um diese Achse gruppieren sich die übrigen Organe. Bei der Regeneration des Kaulquappenschwanzes wird also die Verlaufsrichtung der neuen Chorda durch das Schnittende der alten Chorda und den Mittelpunkt des am meisten distal liegenden Randes des neu gebildeten Gewebes bestimmt. Da nun das neue Gewebe sich anfangs an allen Punkten des Wundrandes in gleicher Menge und in gleichem Tempo bildet, so muß sich der neue Schwanz rechtwinklig zu der Wundfläche stellen. Mir scheint diese Erklärung für alle Fälle von Regeneration von einer schrägen Fläche aus, auszureichen. Zur Voraussetzung hat sie ein Entwicklungsgesetz, welches aussagt, daß sich neu bildendes Gewebe symmetrisch und synchron von allen Punkten der Schnittfläche her entwickeln muß. Diese Annahme steht in völligem Einklang mit der Richtung, welche wir die jung regenerierten Gebilde annehmen sehen. Diese Hypothese erhebt keinen Anspruch darauf, zu erklären, warum sich das Regenerat stets symmetrisch entwickeln muß; aber einmal angenommen, daß dem so sei, muß nach ihr die Entwicklung auch so erfolgen, wie es in der Tat die Beobachtung lehrt.

Von diesem Gesichtspunkt aus sollen jetzt einige Eigentümlichkeiten besprochen werden, die wir bei der Regeneration von Planarien von einer schiefen Schnittfläche aus beobachten konnten. Schneidet man einen Wurm schräg in zwei Stücke, wie es die Linie in Fig. 19, *B* angibt, so entwickelt sich an der vorderen Schnittfläche des hinteren Stückes ein neuer Kopf, jedoch nicht, wie man erwarten sollte, in der Mitte der schrägen Schnittfläche, sondern an der einen Seite (Fig. 19, *B*, *b*). Seine Achse bildet mit dem Schnittrand einen rechten Winkel. Das vordere Stück regeneriert an der einen Seite seiner hinteren, schrägen Schnittfläche einen neuen Schwanz in der Weise, wie das Fig. 18, *E* zeigt. Seine Achse steht natürlich gleichfalls lotrecht zu der Schnittfläche. Der neue Pharynx bildet sich in einem so regenerierten Stück in der Mitte der hinteren Schnittfläche, gerade auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe. Seine Achse verläuft etwas schräg und zwar in Richtung des neuen Schwanzes.

Schneidet man mittels zweier paralleler Schrägschnitte ein Stück vom Vorderende einer Planarie heraus, so bildet sich an der einen

Seite der vorderen Schnittfläche ein neuer Kopf, und an der entgegengesetzten Seite der hinteren Schnittfläche ein neuer Schwanz. Der neue Pharynx aber bildet sich in der Mittellinie und zwar in dem hinteren Regenerate. So liegen also die Achsen dieser drei Gebilde, Kopf, Schwanz und Pharynx anfänglich in drei verschiedenen Ebenen, und rücken erst im weiteren Verlauf des Prozesses so zusammen, daß sie in eine Ebene zu liegen kommen. Dies geschieht, indem der Kopf sich direkt nach vorn richtet und zugleich breiter wird, während der

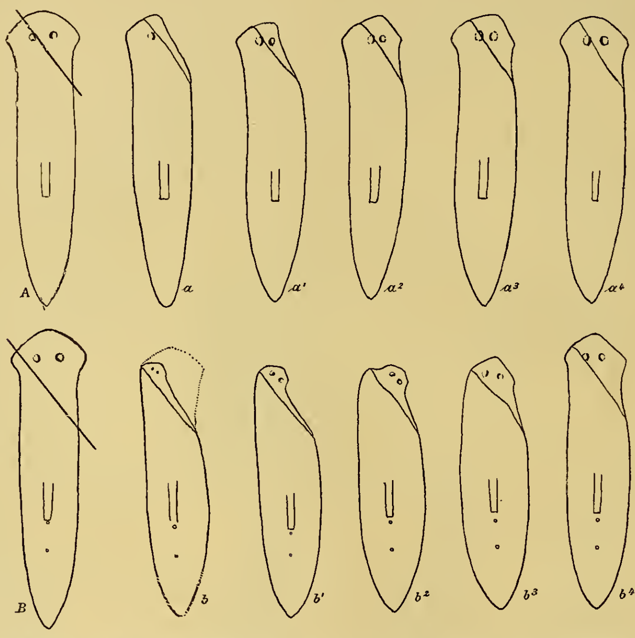


Fig. 19. *Planaria lugubris.* Obere Reihe: *A* ein Teil des Kopfes mittels eines Schrägschnittes abgetrennt; a—a^4 Regeneration des Kopfes. Untere Reihe: *B* fast der ganze Kopf wird durch einen Schrägschnitt abgeschnitten; b—b^4 Regeneration des Kopfes danach.

Schwanz in derselben Zeit nach hinten auswächst und ebenfalls erheblich breiter wird. Das regenerierende (alte) Stück wird während dieser Vorgänge erheblich schmäler. Diese drei Prozesse finden synchron statt und arbeiten sich so gleichsam in die Hände, um die symmetrische Form des neuen Wurmes zustande zu bringen. Bei *Planaria lugubris* erfolgt die symmetrische Formausgestaltung hauptsächlich durch das Wachstum der beiden Regenerate in rostraler bzw. kaudaler Richtung, verbunden mit entsprechender Verbreiterung der betreffenden Organe (Fig. 20, *B*). Bei *Planaria maculata* aber verschiebt sich das alte Stück so lange gegen die beiden Regenerate, bis die drei bzw. Median-

ebenen (des vorderen, des hinteren Regenerates und des regenerierenden Stückes) in eine Ebene zu liegen kommen. Diese Verschiebung kann man am besten an solchen Stücken beobachten, die den alten Pharynx enthalten (Fig. 20, *C*). Denn in diesem Falle wird auch der Pharynx so verschoben, daß sein vorderes Ende nach der Seite weist, auf welcher der neue Kopf, sein hinteres Ende aber nach der Seite, auf welcher der neue Schwanz liegt. Auch auf diese Weise wird schließlich die symmetrische Lage der Organe des neuen Wurmes erreicht,

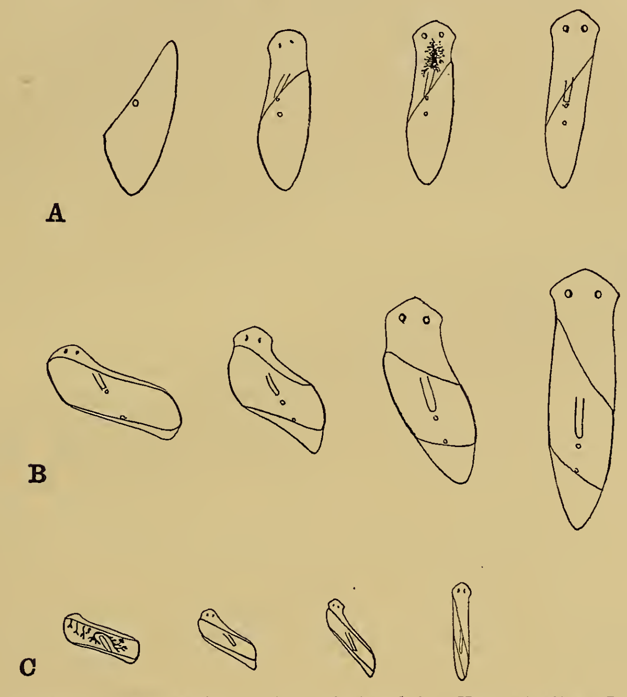


Fig. 20. Die beiden oberen Reihen: *Planaria lugubris*. Untere Reihe: *Planaria maculata*. Oberste Reihe: ein Schwanzstück direkt vor der Geschlechtsöffnung schräg abgeschnitten in Regeneration. Mittlere Reihe: ein Stück, das den alten Pharynx enthält, durch zwei schräge Schnitte von Kopf und Schwanz getrennt, regeneriert diese Organe. Unterste Reihe: dasselbe bei *Pl. maculata*.

wie die Serie von Abbildungen in Fig. 20, *C* zeigt. Bei *Planaria maculata* wird also die definitive Formausgestaltung hauptsächlich durch die Tätigkeit des alten Gewebes erreicht, das sich infolgedessen nach Beendigung des Prozesses von einem Ende des neuen Wurmes zum anderen erstreckt. Bei *Planaria lugubris* dagegen finden die hauptsächlichsten Veränderungen an den neuen Teilen statt (Fig. 20, *B*). Der allgemeine Modus der Formausgestaltung, durch welche bei dieser Spezies die schließliche Symmetrie zustande kommt, läßt sich am

leichtesten erkennen, wenn man einen solchen Wurm direkt vor dem Genitalporus durch einen Schrägschnitt in zwei Stücke schneidet (Fig. 20, *A*). Das hintere Teilstück erzeugt an der einen Seite der vorderen Schnittfläche einen neuen Kopf. Der neue Pharynx entwickelt sich längs der Grenzlinie zwischen altem und neuem Gewebe (s. die Figuren). Sein hinteres Ende berührt die Medianlinie des alten Teiles und erstreckt sich von da quer durch das Regenerat gegen die Medianebene des neuen Kopfes hin. Wenn der Regenerationsprozeß fortschreitet, schiebt sich der Kopf weiter und weiter nach vorn und wird zugleich breiter. Die Hauptwachstumszone des Regenerates befindet sich während dieser Zeit immer an der Seite, die am weitesten nach hinten liegt, auf unseren Figuren also auf der linken Seite. Auf diese Weise rückt der neue Kopf weiter nach vorn und nähert sich zugleich immer mehr der Mittellinie des regenerierenden (alten) Stückes. Auch der Pharynx dreht sich immer mehr in die longitudinale Richtung, und so erhält der neue Wurm, wenn das Regenerat sich schließlich auch noch verbreitert, seine symmetrische Gestalt.

Die inneren Faktoren, die bei dieser Regeneration von einer schrägen Schnittfläche aus am Werke sind, sind sehr schwer zu analysieren. Am schwierigsten zu erklären scheint mir die Lage des neuen Kopfes bzw. des Schwanzes an der einen Seite des Schnittendes zu sein, statt, wie man erwarten sollte, in der Mitte desselben. Wir können, meiner Meinung nach, das sich zuerst bildende Gewebe längs der Schnittflächen mit einiger Sicherheit als totipotent ansehen; so beschränkt sich also unser Problem auf die Frage, wie es kommt, daß der neue Kopf und der neue Schwanz sich immer aus den Gewebspartien bilden, die nach vorn, bzw. nach hinten am meisten distalwärts liegen. Wir müssen wohl annehmen, daß dies in gewisser Weise mit einem von dem regenerierenden Gewebe auf das Regenerat ausgeübten Einfluß zusammenhängt. Wenn wir uns diesen Einfluß nun so vorstellen, daß das am meisten vorn liegende, alte Gewebe es bewirkt, daß die eine Seite des Kopfes an dem am meisten rostralwärts liegenden Teile des Schnittrandes liegen muß, so haben wir damit wenigstens in formaler Beziehung eine Erklärung für die Lage des Kopfes an dieser Stelle. Auf diese Art und Weise wird also die Lage des neuen Kopfes an einer bestimmten Stelle festgelegt. Was seine Breite betrifft, so scheint es, daß er immer die unter den gegebenen Bedingungen überhaupt mögliche Maximalbreite erreichen muß. Es ist dies durchaus keine reine Annahme, wie es wohl den Anschein haben kann, sondern eine ganze Menge von tatsächlichen Beobachtungen sprechen dafür, wie wir gleich sehen werden. Die anfangs schräge Richtung des Regenerates ist offenbar eine Folge der gleichmäßigen und synchronen Bildung jungen Gewebes an den Schnittenden. Es waltet hier dasselbe Entwicklungsgesetz, das auch die schräge Richtung eines an einer schrägen

Schnittfläche sich entwickelnden Fisch- oder Kaulquappenschwanzes bestimmt. Die successiven Veränderungen, durch welche zum Schluß die symmetrische Form des neuen Wurmes herauskommt, sind die Folge von ungleichmäßigem Wachstum in den verschiedenen Gegenden des Regenerates. In bezug darauf ist die namentlich in theoretischer Hinsicht wichtigste Tatsache die, daß gerade immer an den Stellen das rascheste Wachstum erfolgt, wo es nötig ist, um die typische Form und Proportionalität des neuen Wurmes herzustellen. Dieses Problem, das mir eins der allerfundamentalsten der Entwicklung und der Regeneration zu sein scheint, soll in einem späteren Kapitel ausführlich diskutiert werden.

Wir waren oben genötigt gewesen, eine Anzahl Hilfsannahmen zu machen, um die Regeneration eines neuen Kopfes von einer schrägen Schnittfläche aus erklären zu können. Folgende Experimente werden zeigen, daß diese Annahmen keineswegs rein willkürliche sind, sondern durch eine ganze Reihe tatsächlicher Beobachtungen gestützt werden. Wir haben behauptet, daß das zuerst sich an den Wundrändern bildende neue Gewebe totipotent sei, in dem Sinne, daß jedes Raumdifferential desselben jeden Teil des sich entwickelnden Organes bilden könne. Daß dies zum mindesten sehr wahrscheinlich ist, lehrt folgendes Experiment. Schneidet man aus einem Wurm ein Querstück heraus und spaltet dieses dann abermals durch einen Längsschnitt in zwei Teile, so regeneriert jede Hälfte einen neuen Kopf an der vorderen Wundfläche. Es kann also sowohl von dem rechts als von dem links von der Mittellinie liegenden Gewebe Anlagematerial für einen neuen Kopf gebildet werden. Dieser neue Kopf steht mit seiner Achse im Anfang nicht in der Mittellinie des regenerierenden Stückes, das heißt er liegt nicht genau an der vorderen Schnittfläche des halben Querstückes, sondern etwas nach der inneren Seite zu. Man müßte nun eigentlich meinen, daß das alte Gewebe einen genügend starken Einfluß auf das Regenerat ausüben könnte, um dessen Achse in seine Mittellinie zu rücken. Aber wenn ein derartiger Einfluß auch gewiß vorhanden ist, so wird doch die Lage des Kopfes sicherlich zum größten Teile durch einen anderen Faktor bestimmt, nämlich durch die Anwesenheit einer noch undifferenzierten Körperhälfte an der inneren Seite des regenerierenden Stückes. Damit ist zugleich auch die Erklärung dafür gegeben, daß die innere Seite des neuen Kopfes im Anfang viel weniger weit differenziert ist als die äußere.

Schneidet man ein Querstück aus einem Wurm heraus und spaltet es erst dann durch einen Längsschnitt in zwei Teile, wenn an beiden Schnittflächen neues Material hervorzusprossen beginnt, so entwickelt sich gleichfalls an jedem Stück ein neuer Kopf aus dem die vorderen Schnittflächen überziehenden, jungem Gewebe. Es ist also auch das junge Anlagematerial totipotent in dem Sinne, daß es je nach den

Umständen einen oder mehrere Köpfe erzeugen kann. Es kann ja möglich sein, daß die Bildung des neuen Kopfes zurzeit des Experimentes schon begonnen hat, indessen selbst wenn dem so ist, so ist doch jedenfalls die Differenzierung zu dieser Zeit noch nicht so weit vorgeschritten, als daß nicht noch eine Umdifferenzierung möglich wäre. Wenn man aber das betreffende Querstück erst ganz kurz vor der Bildung des neuen Kopfes längs spaltet (Fig. 21, *A*), so bildet sich an jeder Hälfte ursprünglich nur ein halber Kopf, der sich erst später an der Schnittseite ergänzt.

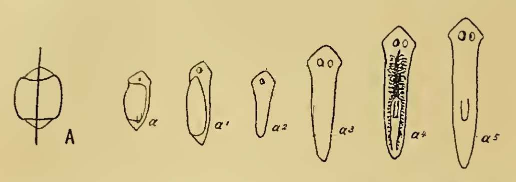


Fig. 21. *Planaria maculata. A* Querstück aus dem Körper, das man eine zeitlang hat regenerieren lassen und dann längs zerschnitten hat. (Die Linie markiert die Schnittrichtung.) *a*—*a*[5] Regeneration der linken Hälfte.

Ein anderes Experiment zeigt womöglich noch klarer, daß das Anlagematerial, das sich an der vorderen Schnittfläche gebildet hat, je nach Umständen einen oder mehrere neue Köpfe erzeugen kann, ganz gleich, durch welche Körperregion der Schnitt geführt worden ist. Wenn

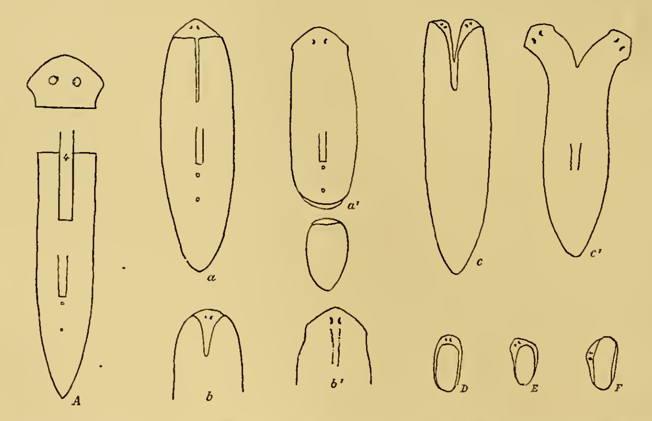


Fig. 22. *Planaria lugubris. A* ein Stück (4) wird aus dem Wurm herausgeschnitten. *a*, *a*[1], *b*, *b*[1] Regeneration eines einfachen Kopfes. *c*, *c*[1] Regeneration von zwei Köpfen. *D*, *E*, *F* Regeneration des kleinen, aus der Körpermitte herausgeschnittenen Stückes (4).

erst das Kopfende einer Planaria abgeschnitten und dann aus der Mitte des Stumpfes noch ein längliches Stück herausgeschnitten wird, (Fig. 22, *A*), so entwickelt sich an jeder vorderen Schnittfläche eines jeden Stückes je ein neuer Kopf, wenn man die Vereinigung der beiden Stücke in der Mittellinie verhindert (Fig. 22, *c*, *c*[1]). Wenn man aber die beiden Stücke zusammenkommen läßt, sodaß sie in der Mittellinie

verschmelzen, so entwickelt sich an dem nunmehr wieder einheitlich gewordenen vorderen Schnittrand nur ein einziger Kopf (Fig. 22, *a*, *b*). In diesem Fall bildet sich also nur ein Kopf, der in jeder Hinsicht normal ist. Auch stehen, trotzdem aus der Mitte ein Stück herausgeschnitten worden ist, die Augen nicht näher zusammen, als wenn das nicht der Fall ist, wie z. B. bei der Regeneration eines neuen Kopfes an der vorderen Schnittfläche eines Querstückes.

Die Annahme, daß die distale Lage des Kopfes an der schrägen Schnittfläche dadurch bedingt wird, daß von Seiten des am meisten distal liegenden, alten Gewebes ein gewisser Einfluß auf das angrenzende Anlagematerial ausgeübt wird, gewinnt durch folgendes Experiment zum wenigsten an Verständlichkeit. Schneidet man den Kopf einer Planarie schräg vom Rumpfe ab und zwar so, wie es Fig. 19, *B* zeigt, daß eins von den »Ohren« an dem Stumpf stehen bleibt, so entwickelt sich der neue Kopf auf dieser Seite im Anschluß an das, was von dem alten Kopfe stehen geblieben ist. Der neue Kopf erstreckt sich nicht über die gesamte schräge Schnittfläche, die ja auch länger ist als es ein Querschnitt sein würde, sondern liegt nur auf der einen Seite, wie in den anderen, gerade beschriebenen Fällen. In diesem Falle also sehen wir ganz deutlich, daß da, wo der neue Kopf sich aus ganz bestimmten Gründen nicht über die ganze Schnittfläche erstrecken kann, seine Lage an der einen Seite derselben durch die Anwesenheit eines Teiles des alten Kopfes bestimmt wird, und dieser Einfluß muß offenbar größer sein als der aller anderen Faktoren, die bestrebt sind, die Entwicklung des Regenerates in der Mittellinie zu lokalisieren. Wenn wir nun das Überwiegen ähnlicher innerer Reize für alle derartigen Fälle von Regeneration an einer schrägen Schnittfläche annehmen, so haben wir wenigstens eine formale Lösung des Problems. Natürlich können aber alle diese Ausführungen nicht eher überzeugend wirken, bis wir einen tieferen Einblick über die Art, wie das regenerierende Gewebe auf das Regenerat wirkt, gewonnen haben werden.

In anderen Fällen, wie bei der Regeneration eines Fisch- oder Kaulquappenschwanzes von einer schrägen Schnittfläche aus, werden wir dagegen annehmen müssen, daß die Faktoren, welche die Mittellinie des neuen Schwanzes bestimmen, das Übergewicht über den Einfluß besitzen, der von dem am meisten distal liegenden alten Gewebe auf die junge Anlage ausgeübt wird.

In etwas anderer Weise äußert sich der Einfluß einer schrägen Schnittfläche auf die Regeneration bei dem Hydroidpolypen Tubularia. Allerdings sind ja auch die Bedingungen, unter denen die Regeneration sich bei diesem Polypen vollzieht, wesentlich andere, wie in den eben beschriebenen Fällen, da hier keinerlei Gewebsproliferation an den Schnittflächen stattfindet, sondern die neuen Hydranten sich direkt aus dem bereits verhandenen, alten Gewebe bilden. Zerschneidet man den

Stamm eines solchen Polypen durch einen Schrägschnitt in zwei Teile, so bilden sich, nach Driesch, an dem distalen Schnittende des hinteren Stückes zwei neue Tentakelkreise, die schräg zu der Längsrichtung des Stammes orientiert sind.[1] (Fig. 18, *A*). Meistenteils stehen beide Tentakelkreise, sowohl der distale wie der proximale, schief, doch kommen Ausnahmen von dieser Regel vor; gelegentlich steht einer von beiden normal, und zwar öfter der proximale, wie der distale. Die Faktoren, die diese Schiefstellung der beiden Tentakelkreise bewirken, sind, wie ich zeigen zu können glaube, anderer Natur, als die, welche bei einem Fisch oder einer Kaulquappe oder auch einer Planarie die schiefe Stellung des Regenerates bestimmen.

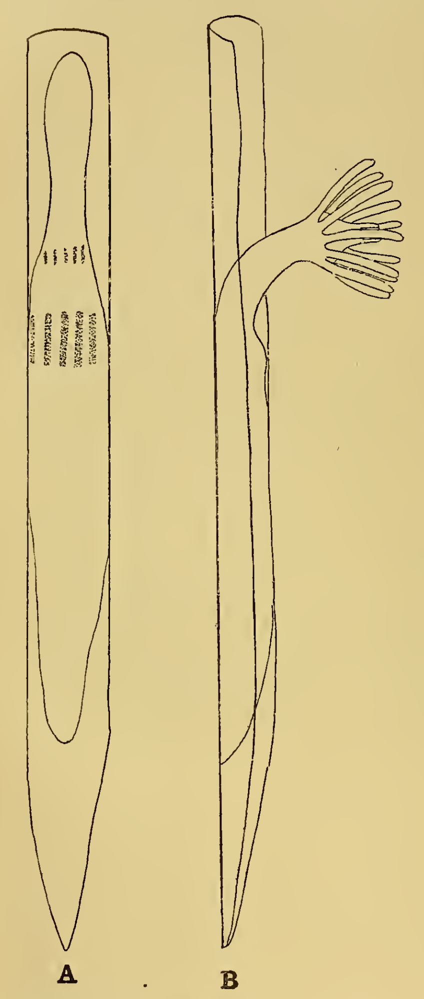


Fig. 23. Ein Stück vom Stamm von *Tubularia mesembryanthemum*, das in der Längsrichtung gespalten wurde. Es bildet sich ein neuer Hydrant, der sich rechtwinklig von dem alten Perisark weggekrümmt hat.

Driesch hat daran gedacht, daß die Entfernung der Tentakelkränze von den Schnittenden durch einen Faktor reguliert wird, der so wirkt, daß dieselben sich immer in einer ganz bestimmten Entfernung von der Stelle bilden müssen, an welcher ein freies Ende vom Wasser bespült wird. Wenn also dieses freie Ende eine schräge Oberfläche hat, so muß notwendigerweise auch der Tentakelkranz schief stehen. Ich habe nun meinerseits diese Schrägstellung auf andere Faktoren zurückzuführen versucht. Im Beginn des Regenerationsprozesses, noch bevor die Tentakelkränze sich gebildet haben, sieht man, daß von den Schnittenden her eine lebhafte Zellwanderung proximalwärts stattfindet, so daß die zukünftige Proboscisbildungszone bedeutend an Volumen verliert. Wenn wir nun annehmen, daß diese Gewebs-

[1]) Dasselbe gilt auch für basale Hydranten, die sich an einer schrägen Schnittfläche bilden.

verdünnung von allen Punkten des Schnittendes her mit gleicher Geschwindigkeit und auf gleiche Entfernung hin erfolgt, wofür alle Wahrscheinlichkeit spricht, und wenn wir weiterhin annehmen, was gleichfalls sehr wahrscheinlich ist, daß der distale Tentakelkranz sich genau da entwickelt, wo die Proboscisregion proximal aufhört, dann muß notwendigerweise der Tentakelkranz immer schief stehen, wenn der Schnitt schräg geführt wurde. Wenn wir nun weiter annehmen, daß Faktoren derselben Art auch die weitere Entwicklung des Regenerates regulieren, so gelangen wir, glaube ich, zu einer ganz befriedigenden Erklärung des schließlichen Ergebnisses. Bei Annahme dieser Hypothese können wir von der Wirkung eines äußeren Faktors, nämlich des auf das freie Schnittende wirkenden Wassers, ganz abstrahieren. Die Anwesenheit eines schrägen Schnittendes ist an und für sich Grund genug, um diejenigen Regulationen oder Massenkorrelationen auszulösen, die die Schiefstellung des Hydranten herbeiführen.

Wenn das Regenerat jetzt zu wachsen beginnt, so stellt es sich schräg zum Stamm, wie Fig. 18, *A* zeigt. Driesch erklärt diese Schiefstellung so, daß er annimmt, die in der Gegend hinter dem Hydranten stattfindende Gewebsneubildung geschähe schräg zum Stamm. Ich glaube dagegen, daß sich diese Schiefstellung besser als das Produkt eines negativen Stereotropismus auffassen läßt, den der Hydrant zurzeit, wo er aus dem Perisark hervorwächst, sicher besitzt, wie aus einer Reihe von mir angestellter Experimente hervorgeht. Der Hydrant krümmt sich einfach von der ihn berührenden Fläche des schräggeschnittenen Perisarks weg, gerade wie er das bei jedem anderen festen Körper, mit dem er in Berührung kommt, auch tun würde. Daß es wirklich so ist, erkennt man aus solchen Experimenten, bei denen ein Stammstück längs gespalten wurde. In diesem Falle wächst der neu entstehende Hydrant rechtwinklig aus der alten Perisarkröhre heraus (Fig. 23, *B*). Die Tentakelkränze waren in diesem Falle natürlich ganz normal angelegt worden (Fig. 23, *A*).

Einfluß von in der Schnittfläche vorhandenen inneren Organen.

In einer Reihe von Fällen hat es sich herausgestellt, daß die Anwesenheit ganz bestimmter Organe in der Wunde notwendig ist, um Regenerationsgeschehen auszulösen. Folgende Experimente, die ich in letzter Zeit ausgeführt habe, zeigen z. B., welchen Einfluß die Anwesenheit von Nervengewebe auf die Qualität des Regenerates ausübt. Einige Segmente vom Vorderende des Regenwurmes werden abgeschnitten (Fig. 24, links), und dann in der ventralen Mittellinie ein Stück der Leibeswand zusamt dem zugehörigen Teil des Bauchmarkes entfernt. Die Schnittränder legen sich dann längs der Mittellinie zu-

sammen und verschmelzen, sodaß auf diese Art die Wunde geschlossen wird. Die so am Vorderende des Wurmes enstandene freie Wundfläche enthält also alle sonst auch dort befindlichen Organe mit alleiniger Ausnahme des Bauchstranges. Die Wundfläche bedeckt sich dann mit Ektoderm. Ich habe indessen niemals beobachten können, daß sich an derartig behandelten Objekten ein neuer Kopf am vorderen Ende gebildet hätte, obgleich die Operation in einer Körperregion vorgenommen wurde, die unter gewöhnlichen Umständen einen neuen Kopf prompt regeneriert. Dagegen kommt es zuweilen vor, daß sich ein neuer Kopf an der Stelle entwickelt, an der sich das distale Schnittende des Nervenstranges befindet, d. i. in der Fig. in der Höhe von *B*.

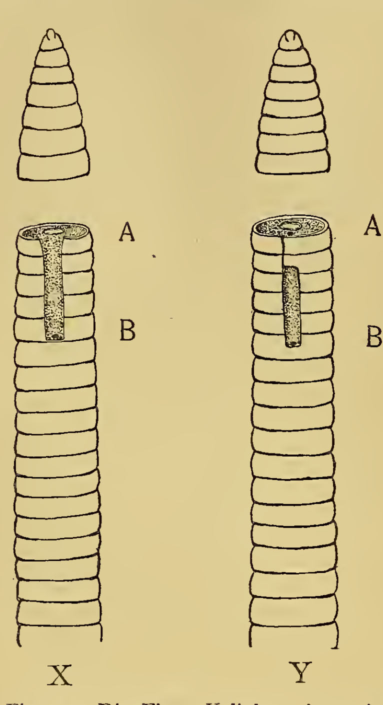


Fig. 24. Die Figur *X* links zeigt, wie nach der Dekapitation von *Allolobophora foetida* ein Stück aus der Bauchwand (inkl. des Bauchmarks) herausgeschnitten wird. Die Figur *Y* rechts zeigt das etwas kompliziertere Verhalten, wo das aus der Bauchwand herausgeschnittene Stück etwas hinter der vorderen Schnittfläche sich befindet.

Eine kleine Variation desselben Experimentes zeigt noch eindeutiger, von welch fundamentaler Wichtigkeit die Anwesenheit des Nervenstranges in der freien Wundfläche für die Regeneration eines neuen Kopfes ist. Wie im vorigen Experiment werden einige Segmente vom Vorderende des Wurmes abgeschnitten; sodann wird seitlich neben der ventralen Mittellinie ein kurzer Längsschnitt gemacht, wie man es auf Fig. 24 links sieht (die schwarze Linie in der Figur in der Höhe von *A* bedeutet diesen Schnitt). Endlich wird vom hinteren Ende dieses Schnittes beginnend, wie beim vorigen Experiment, ein Stück der Leibeswand in der Mittellinie zusamt dem zugehörigen Bauchmark entfernt (das gepunktete Rechteck in der Fig.). Auf diese Weise erhält man zwei distale, freie Enden des Nervenstranges (die schwarzen Punkte in der Fig.). Es befindet sich ein solches freies Ende an der vorderen Schnittfläche bei *A* und ein zweites an der hinteren Fläche des durch die Operation erzeugten Defektes bei *B*. Wenn das Experiment gelingt, so entwickeln sich in solchen Fällen zwei Köpfe, einer an der vorderen Schnittfläche bei *A* und einer bei *B*.

Diese Versuche zeigen also, daß sich in Abwesenheit des Bauch-

marks an einer freien Schnittfläche kein neuer Kopf entwickeln kann; und umgekehrt, daß sich — falls die sonstigen Bedingungen erfüllt sind — überall da ein neuer Kopf entwickeln kann, wo sich in der Wunde ein distales, freies Schnittende vom Nervenstrang befindet, selbst wenn diese Wunde nicht am Vorderende des Wurmes liegt. Vielleicht können wir diese Schlußfolgerungen noch weiter ausdehnen und annehmen, daß sich so viele Köpfe bilden können, wie distale, freie Schnittenden des Bauchstranges vorhanden sind. Ein ganz analoges Experiment haben Davis und ich am Kaulquappenschwanz ausgeführt. Der Schwanz wurde ungefähr in der Mitte quer durchtrennt und das distale Stück entfernt. Dann wurde aus dem Stumpf durch zwei Longitudinalschnitte von etwa 2 cm Länge ein Gewebsstück so herausgeschnitten, daß einmal die Chorda, ein zweites Mal das Medullarrohr und das dritte Mal alle beiden Organe mit entfernt wurden. Die beiden longitudinalen Schnittflächen wurden dann durch eine Ligatur miteinander in Berührung gebracht und heilten auch gut zusammen. So entstand eine freie Wundfläche am hinteren Ende des Schwanzes, der entweder die Chorda oder das Medullarrohr oder endlich alle beiden Organe fehlten. Das Problem war zu bestimmen, welches von den beiden Organen in der Wunde vorhanden sein müßte, um Regenerationsgeschehen auszulösen. Wir fanden nun, daß, wenn nur die Chorda in dem Querschnitt vorhanden war, sich ein neuer Schwanz bildete (allerdings ohne Medullarrohr); war nur das Medullarrohr oder keins von beiden Organen vorhanden, so entstand kein neuer Schwanz. Hier ist also mit aller nur wünschenswerten Klarheit bewiesen, daß lediglich die Anwesenheit von Chordagewebe den die Regeneration auslösenden Reiz verursacht.

Daß freilich das Nervensystem für die Regeneration absolut entbehrlich ist, darf aus diesem Experiment nicht geschlossen werden. Die Nerven für die distalen Partien des Schwanzes stammen ja auch normaler Weise von weiter proximal gelegenen Teilen des Medullarrohres her und es ist daher sehr wohl möglich, daß auch der neu regenerierte Schwanz von der Schnittfläche des Medullarrohrs aus mit Nerven versorgt wird, auch ohne daß ein neues Medullarrohr regeneriert wird.

Bei gewissen marinen Planarien regeneriert, wenn der Kopf direkt hinter dem Gehirn abgeschnitten wird, kein neues Gehirn und oft sogar nicht einmal ein neuer Kopf. Schneidet man indessen zuerst das Gehirn heraus und amputiert dann den Kopf direkt vor der Stelle, wo das Gehirn lag, so wird nach Lillian V. Morgan ein neuer Kopf (allerdings natürlich ohne Gehirn) gebildet. Um auch Regeneration des Gehirns zu erhalten, muß man eine gewisse Menge Gehirn zurücklassen.

G. Wolff berichtet, daß wenn man nach Amputation des Salamanderbeines, den Hauptnerven weiter proximal durchschneidet, der Regenerationsverlauf dadurch erheblich modifiziert wird. Wie bei der normalen

Regeneration, bildet sich zuerst eine Regenerationsknospe, dann sistiert die weitere Formausgestaltung und das Wachstum für eine Weile. Nachdem der Prozeß so einige Zeit geruht hat, setzt er von neuem ein und es wird eine neues Bein gebildet. Diesen Befund deutet Wolff dahin, daß zur Bildung der ersten Anlage der Einfluß des Zentral-Nervensystems nicht nötig ist, wohl aber für die Formausgestaltung. Erst wenn der Nerv vom Zentrum aus regeneriert ist, kann auch die begonnene Regeneration des Beines weiter vor sich gehen. Wenn diese Deutung richtig ist, so beweist das, daß autogene Regeneration eines vom Zentrum isolierten Nerven allein — wenn eine solche wirklich, wie Bethe meint, vorkommt — nicht genügt, um vollständige Beinregeneration zu bewirken. Hier sind weitere Untersuchungen sehr von Nöten. Hines hat übrigens bei einer anderen Spezies ähnliche Resultate erzielt.

Eine sehr wichtige Entdeckung auf diesem Gebiet hat dann Braus gemacht. Es ist ihm nämlich gelungen, bei Kaulquappen die Regenerierung nervenloser Beine zu veranlassen. Wenn z. B. die vordere Extremitätenanlage einer jungen Kaulquappe an die Stelle der hinteren Extremitätenanlage verpflanzt wird, so entwickeln sich hier zwei Beine, eins mit, eins ohne Nerven. Letzteres sieht er als degeneriertes Regenerationsprodukt der transplantierten Anlage an, ersteres als normales Regenerat der hinteren Extremität. Ein zweiter Weg, die Regeneration eines nervenlosen Beins zu bewirken, ist folgender. Bei einer ganz jungen Kaulquappe wird das hintere Ende des Medullarrohrs, bevor noch die Nerven für die hintere Extremität ausgewachsen sind, zerstört. Wenn dann die Anlage für die hintere Extremität auftritt, wird sie ausgeschnitten und auf eine andere Kaulquappe transplantiert. Es bildet sich dann ein wohl entwickeltes neues Bein, aber ohne Nerven.

Für den Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration scheint noch folgendes Experiment zu sprechen, obgleich hier möglicherweise noch andre Organe als die nervösen die Zentren bilden können, um welche die Neuentwicklung stattfindet. Tornier fand, daß, wenn man die Wirbel am Schwanze einer Eidechse verletzt, die sich dort bildenden Wundgranulationen als Zentrum für die Entwicklung eines zweiten Schwanzes dienen.[1]) Eine ähnliche Rolle spielt, nach Barfurths Befunden, bei der Bildung eines zweiten Kaulquappenschwanzes die Chorda. Wir werden auf diese Experimente noch bei Besprechung der Erzeugung von Doppelbildungen näher eingehen. An dieser Stelle wird die kurze Andeutung genügen, um zu zeigen, daß wir hier Parallelfälle zu den Befunden am Regenwurm vor uns haben.

---

[1]) Es scheint mir nämlich durchaus nicht erwiesen zu sein, daß dieses Ergebnis nicht wenigstens zum Teil durch die Verletzung des Rückenmarkes bedingt wird.

Wenn es auch heute, wo wir nur über ein sehr dürftiges Tatsachenmaterial verfügen, leichtfertig erscheinen müßte, auf diese wenigen Fälle allgemeine Schlußfolgerungen zu bauen, so sieht man doch, daß hier der experimentellen Forschung noch ein weites Feld offen steht. Durch systematische Entfernung der in dem alten Stück befindlichen Organe wird es möglich sein, noch eine ganze Reihe derjenigen inneren Faktoren aufzudecken, die zur Auslösung des Regenerationsgeschehens notwendig sind.

Der Einfluß der Größe des vor der eigentlichen Differenzierung gebildeten Anlagematerials.

Die absolute Menge an jungem Gewebe, das vor Beginn der eigentlichen Differenzierung an den regenerierenden Schnittflächen gebildet wird, scheint, wie gewisse Beobachtungen lehren, gleichfalls von großer Bedeutung für den Charakter des Regenerates zu sein. Wir werden mithin diesen Faktor auch mit unter die Kategorie der inneren Faktoren zu zählen haben. Wir haben bereits weiter oben gesehen, daß, wenn man ein Segment vom Vorderende eines Regenwurmes abschneidet, ein neues regeneriert wird; schneidet man zwei ab, so kehren zwei wieder und so fort bis fünf. Schneidet man mehr als fünf ab, so werden, ganz gleich wieviel fehlen, immer nur höchstens fünf neue Segmente regeneriert. Die Beschränkung der Regenerationsfähigkeit hängt offenbar damit zusammen, daß bei Beginn des Prozesses, noch bevor die eigentliche Differenzierung einsetzt, an den freien Wundflächen erst einmal eine ganz bestimmte Menge neuen Materiales gebildet wird, die eben nur für eine beschränkte Anzahl von Segmenten ausreicht. Werden jetzt also mehr als fünf Segmente entfernt, so reicht dieses an der Schnittfläche neugebildete Material im besten Falle zur Bildung von fünf neuen Segmenten hin, manchmal sogar nur für eine noch geringere Zahl. Diese Hypothese stützt sich auf die Annahme, daß zur Bildung je eines neuen Segmentes ein bestimmtes Minimum von Anlagematerial vorhanden sein müsse, unter welches nicht heruntergegangen werden kann. Diese Deutung ist völlig im Einklang mit dem, was wir auch bei den Regenerationserscheinungen anderer Formen, z. B. bei Hydra, kennen gelernt haben. Auch hier sahen wir, daß, wenn die Menge des vorhandenen Gewebes unter eine bestimmte Minimalgrenze heruntergeht, keine Regeneration stattfinden kann. Jedoch hängt die Bestimmung, wieviel neue Segmente gebildet werden sollen, nicht allein von der Menge des vorhandenen Anlagemateriales ab, sondern auch davon, wieviel Segmente fehlen, wenigstens dann, wenn nur fünf oder weniger als fünf entfernt worden waren. Diese Zahl müssen wir ja als das Maximum ansehen, das bei der Regeneration überhaupt

erreicht werden kann. Daß Beziehungen irgendwelcher Art zwischen dem regenerierenden Organismus und dem Regenerat vorliegen, welche die Zahl der zu regenerierenden Segmente regulieren, sehen wir ja aus dem Umstande, daß, wenn ein, zwei, drei, vier oder fünf Segmente abgeschnitten werden, immer genau so viel regeneriert werden, wie fehlen. Daß hier also eine gewissermaßen ausgleichende Gesetzmäßigkeit herrscht, läßt sich nicht leugnen; wenn aber so viel entfernt worden war, daß der Organismus sich nicht mehr völlig wiederherstellen kann, dann müssen doch wohl noch andere Faktoren vorhanden sein, welche die Zahl der neu zu bildenden Segmente bestimmen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir bei Planarien. Schneidet man hier am Vorderende ein sehr großes Stück ab, so wird an der vorderen Schnittfläche nur die distalste Partie des Vorderendes, der sogenannte Kopf, regeneriert, während das, was normalerweise zwischen Kopf und Hinterende liegt, fehlt. Ich deute diesen Befund genau so, wie den analogen beim Regenwurm. Sobald genug neues Material für den Kopf vorhanden ist, beginnt dieser sich zu differenzieren. Da nun ein gewisses Minimum von Anlagematerial nötig ist, damit ein neuer Kopf sich bilden kann, oder besser gesagt, da die Tendenz, einen Kopf von möglichst normaler Größe zu bilden, stärker ist, als die, möglichst alles, was an inneren Organen fehlt, zu ersetzen, so wird das gesamte Anlagematerial eben zur Bildung eines neuen Kopfes verwandt. Nun liegt allerdings bei Planarien die Sache insofern anders als beim Regenwurm, als hier nachträglich die hinter dem Kopf fehlenden Körperteile noch ergänzt werden können, indem nämlich hinter demselben sich neues Gewebe bildet und der Kopf so nach und nach immer weiter nach vorn geschoben wird. Ganz Ähnliches ereignet sich bei der Regeneration am Hinterende des Regenwurmes. Hier wird ganz im Beginn der Entwicklung ein Wachstumszentrum dicht vor dem Schwanzspitzensegment gebildet, von dem aus immer neue Segmente zwischen Schwanzspitze und den übrigen Segmenten eingeschoben werden. Am Vorderende ist dagegen ein solches terminales Wachstumszentrum nicht vorhanden. Dieser Unterschied hängt wohl mit den allgemeinen Wachstumsgesetzen dieser Tiere zusammen. Bei Planarien geht normales Wachstum von jeder beliebigen Stelle des Körpers aus; mithin besitzt auch jeder Teil des Planarienkörpers die Potenz, Fehlendes zu ersetzen. Beim Regenwurm dagegen findet normales Wachstum so statt, daß neue Segmente direkt vor dem hintersten eingeschoben werden, am Vorderende findet niemals eine derartige Einschiebung statt, und ebensowenig ist dies bei der Regeneration der Fall. Dasselbe Wachstumszentrum vor dem letzten Segment, das in der Norm der Ausgangspunkt neuer Segmentbildung ist, sehen wir auch bei der Regeneration wieder auftreten, das heißt mit anderen Worten, dieses Wachstumszentrum wird gleichfalls regeneriert.

Wir fanden ferner bei einer Reihe von Formen, daß Stücke, deren Größe eine gewisse Minimalgrenze nicht erreicht, nicht imstande sind zu regenerieren. Sehr kleine Stücke sterben meistenteils bald ab, nachdem sie von dem übrigen Organismus abgeschnitten worden sind. In solchen Fällen können wir natürlich nicht sagen, ob sie eventuell regenerative Potenzen besessen hätten oder nicht. Indessen wissen wir von anderen Beobachtungen her, daß solch kleine Stücke, auch wenn sie längere Zeit am Leben erhalten werden, doch nicht regenerationsfähig sind. Fernerhin ist nachgewiesen worden, daß an kleinen Stücken, deren Größe gerade eben auf der Minimalgrenze steht, die Regenerationsprozesse meist erst mit bedeutender Verzögerung einsetzen und oft unvollständig bleiben. Es scheint fast, als ob solch kleine Stücke größere Schwierigkeiten für die Regeneration finden als die großen. Nach den Beobachtungen von Peebles sind Bruchstücke von Hydra, deren Durchmesser etwa $^1/_8$ des operierten Tieres beträgt (gleich $^1/_{200}$ seines Volumens), nicht mehr regenerationsfähig. Bei sich entwickelnden Knospen dagegen ist die regenerationsfähige Minimalgrenze noch kleiner, nämlich gleich $^1/_9$ ihrer Länge. Stücke, deren Größe diese Minimalgrenze eben erreicht, nehmen zwar noch die typische Form von Hydra an, bilden jedoch nur ein oder zwei Tentakel. Die Regenerationsunfähigkeit zu kleiner Stücke liegt nun nicht etwa daran, daß sie zu früh sterben, sie bleiben ja oft viel längere Zeit am Leben, als größere Stücke zur Regeneration brauchen. Isolierte Tentakel von Hydra bleiben noch eine geraume Zeit am Leben, bilden aber gleichwohl keinen neuen Polypenkörper, und doch ist ein einzelner Tentakel größer, als die regenerationsfähige Minimalgröße von Hydra beträgt. Seine Regenerationsunfähigkeit ist also wohl viel mehr auf Rechnung seiner Spezialisierung als Tentakel, denn auf seine zu geringe Größe zu setzen. Auch mit dem Mangel bestimmter, zur Regeneration etwa notwendigen Organe kann die Regenerationsunfähigkeit zu kleiner Bruchstücke von Hydra nicht erklärt werden; solche Stücke können sowohl Ektoderm, wie Entoderm besitzen. Bei einem anderen Hydroidpolypen, Tubularia, haben Driesch und ich gleichfalls gefunden, daß Stücke unter einer gewissen Minimalgröße nicht regenerieren können (Fig. 25). Ebenso wie bei Planarien handelt es sich hier um Stücke, die offenbar nur durch ihre geringe Größe an der Regeneration gehindert werden, da sie alle die Organe besitzen, die größere

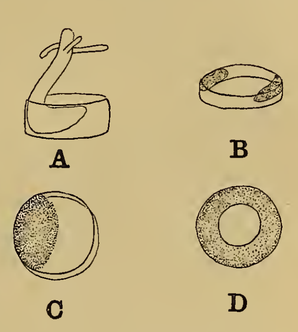


Fig. 25. *Tubularia mesembryanthemum*. *A* kleines Stück, das noch einen Hydranten bilden kann. *B*, *C* Stücke unter dieser Minimumgröße. *D* Ring, der durch Zusammenheilen der Schnittenden eines solchen kleinen Stückes entstanden ist.

Stücke zur Regeneration befähigen. Nach den Beobachtungen von Lillie sind auch kernhaltige Stücke von Einzellern, Stentor, nicht mehr regenerationsfähig, wenn sie unter eine gewisse Größengrenze heruntergehen. Diese Mininalgröße betrug etwa 80 μ, was etwa dem 27. Teil des Volumens des betreffenden Stentors entsprach, dem das Stück entnommen war. Ich habe jedoch beobachtet, daß ein noch weit kleineres Bruchstück regenerationsfähig war. Dasselbe entstammte einem etwas größeren Exemplar und hatte etwa $^1/_{64}$ der Masse desselben. Ich glaube, daß wir für diesen Mangel an regenerativen Potenzen zu kleiner Bruchstücke den Mangel an hinreichendem Baumaterial, um die typische Form zu erzeugen, verantwortlich machen müssen. Ich wüßte wenigstens nicht, welch andere Erklärung sich vorderhand dafür geben ließe, zumal qualitativ in solchen Stücken all das Material enthalten sein kann, das, wie wir aus anderen Experimenten wissen, wohl befähigt ist, jeden beliebigen Teil des Organismus neu zu bilden. Nun ist ja die Gesamtoberfläche sehr kleiner Stücke im Verhältnis zu ihrem Volumen größer als die größerer Stücke, indessen spricht nichts dafür, daß die Regenerationsunfähigkeit der kleinen Stücke etwa in diesem Mißverhältnis ihren Grund hätte. Ob vielleicht der Unterschied in der Oberflächenspannung sehr kleine Stücke hindert, die dem Organismus typische Form auszubilden und sie zwingt, statt dessen die ihnen gewöhnlich eigene Kugelgestalt anzunehmen, bliebe noch zu untersuchen, doch spricht alle Wahrscheinlichkeit dagegen, daß wir hierin den Grund für die besprochenen Regenerationsbeschränkungen zu suchen haben.

Die Regeneration kleiner Stücke von Tieren und Pflanzen kann, wie Vöchting ausgeführt hat, auch einfach rein deswegen unterbleiben, weil dieselben durch den Eingriff in zu tiefgreifender Weise verletzt worden sind, als daß eine Wiederherstellung noch möglich wäre. In anderen Fällen mag ja auch der Vorrat an Reservesubstanzen zu gering sein, als daß noch regeneratives Geschehen geleistet werden könnte. Allerdings kann diese Erklärung unmöglich für solche Fälle stimmen, wo nur eine bestimmte, typische Form von beliebig kleinen Dimensionen erzeugt zu werden brauchte. Zweifellos müssen solche Körperteile, die ihre Ernährung, ihren Sauerstoffbedarf usw. aus anderen Körpergegenden her beziehen, wenn sie nun von diesen getrennt werden, eben aus Mangel an den zum Leben absolut notwendigen Stoffen zugrunde gehen, und selbst wenn es gelingen sollte, sie einige Zeit am Leben zu erhalten, werden sie doch neues Entwicklungsgeschehen aus Mangel an Reserven nicht mehr leisten können. Aber selbst zugegeben, daß alle die eben hier besprochenen Möglichkeiten eine gewisse Rolle spielen, so bleiben doch immer noch ganz sicher eine große Menge von Fällen übrig, in denen die Unfähigkeit kleiner Stücke zu regenerieren lediglich auf einen Mangel an Baumaterial zurückzuführen ist. Es reicht hier das vorhandene Material eben nicht mehr aus, um auch

nur die kleinste für die betreffende Spezies typische Form zu bilden; mit anderen Worten: Die Formausgestaltung des betreffenden Organismus läßt sich in so kleinem Maßstabe nicht ausführen.

Wir werden nun gleich noch eine Reihe anderer Tatsachen kennen lernen, die bei der Regeneration sehr kleiner Stücke zur Beobachtung gelangten und die für das Problem von der Minimalgröße einer typischen Organisation von der weittragendsten Bedeutung sind. Wenn man ein langes Stück vom Tubulariastamm abschneidet, so entwickelt sich aus dem alten Gewebe am Ende des Stammstückes ein neuer Hydrant. Die Länge des Stückes, aus dem dieser Hydrant gebildet wird, ist innerhalb gewisser Grenzen genau bestimmt. Schneidet man nun Stücke heraus, die nur zweimal so lang sind als die hydrantenbildende Zone, so wird diese auf die Hälfte derjenigen Länge reduziert, die sie bei größeren Stücken hatte. Fallen die Stücke noch kleiner aus, so wird die hydrantenbildende Zone, wie Driesch gefunden hat, bis um 70 °/₀ der normalen Länge verkleinert. Ferner haben Bickford und nach ihr Driesch und ich gezeigt, daß in vielen Fällen sehr kleine Stücke nur die distalen Partien eines Hydranten zu regenerieren vermögen. Derartige Bildungen, die nur die distalen Partien eines Organes enthalten, habe ich früher zuweilen »Partialgebilde« genannt, weil sie nur Teile (partes) von einem Ganzen waren. Zu anderen Zeiten habe ich den Ausdruck »unvollendete Gebilde« gebraucht. Da nun inzwischen jener Ausdruck eine ganz bestimmte, von meiner ursprünglichen abweichende Bedeutung bekommen hat (im Zusammenhang mit der Bildung von Partialembryonen), so scheint mir dieser letztere Ausdruck eindeutiger und darum empfehlenswerter zu sein. Wenn sich dies auch meistenteils nur dann ereignet, wenn die betreffenden Stücke kleiner waren, als die normale Durchschnittslänge der hydrantenbildenden Zone beträgt, so kann es doch auch in gewissen Fällen bei Stücken vorkommen, die weit länger sind, als die Minimallänge von Stücken ist, die eben noch Hydranten bilden können. Driesch hat nun die Entdeckung gemacht — und ich konnte sie bestätigen —, daß solche unvollendeten Gebilde weit leichter dann entstehen, wenn das Stück am distalen Ende des Stammes, als dann, wenn es weiter proximalwärts abgeschnitten wurde. Einige von diesen unvollendeten Gebilden sind in Fig. 26, *C—G* abgebildet. Nach vollendeter Regeneration löst sich zuweilen die innere Röhre, das Cönosark, das aus zwei Blättern, dem Ektoderm und dem Entoderm, besteht, von der chitinigen Außenröhre, dem Perisark, los, wie Fig. 26, *B* zeigt. Es wird dann ein Hydrant mit einem kurzen Stiel gebildet. In anderen Fällen wird das Cönosark ganz zur Bildung eines neuen Hydranten aufgebraucht, und es bleibt als Stiel nur ein kleiner, halbkugelförmiger Knopf übrig (Fig. 26, *C*). In noch anderen Fällen (Fig. 26, *D*) wird überhaupt kein Stiel mehr, sondern nur ein Hydrant gebildet. Derartige Regenerate,

wie die beiden letzteren, treten am häufigsten bei der Regeneration an distalen Stammstücken auf. Regenerate, wie die in Fig. 26, E—E^2, die nur einen Rüssel mit einer reduzierten Anzahl von Tentakeln vorstellen, treten dann auf, wenn die regenerierenden Stücke ganz besonders klein waren. Eine noch stärkere Reduktion der Tentakel sehen

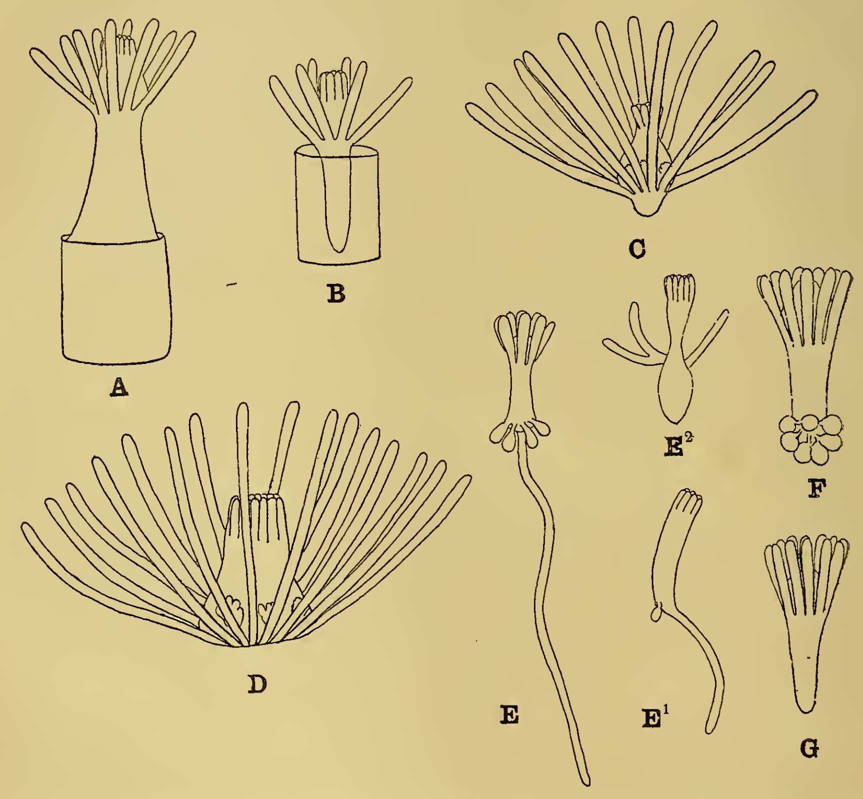


Fig. 26. *Tubularia mesembryanthemum.* Regenerationsprodukte kurzer Stücke. *A* kurzes Stück, das seinen Hydranten gerade wie ein längeres Stück regeneriert und nur weniger Tentakel gebildet hat. *B* Stück, dessen Stamm sich von den Wänden des alten Perisarks (der Zylinder in der Fig.) zurückgezogen hat. *C* Hydrant fast ohne Stiel. *D* Hydrant ganz ohne Stiel. *E* distale Partie eines Hydranten mit einem sehr langen proximalen Tentakel. E^1 dasselbe noch mehr reduziert. E^2 dasselbe im Zustand noch stärkerer Reduktion. *F* Proboscis mit Geschlechtsorganen. *G* Proboscis allein ohne Geschlechtsorgane.

wir in Fig. 26, *F*, *G*. Hier sind nur noch ein Rüssel und der distale Tentakelkranz gebildet worden. In Fig. 26, *F* stehen rund um die Basis des Rüssels die Reproduktionsorgane. Noch mehr reduzierte, unvollendete Gebilde sind nicht zur Beobachtung gelangt.

Untersuchen wir jetzt die Faktoren, welche die Bildung solcher unvollendeten Gebilde bewirken, genauer, so sehen wir, daß in erster Linie die Größe der betreffenden Stücke eine Rolle von fundamentaler Wichtigkeit spielt. Die reduzierten Gebilde entstehen am häufigsten aus Stücken, die kleiner sind als die Durchschnittslänge der hydrantenbildenden Zone beträgt. Ein zweiter Faktor hängt mit der Höhe zusammen, in welcher das betreffende Stück abgeschnitten wurde. Selbst größere Stücke vom distalen Ende des Stammes erzeugen unvollendete Regenerate, speziell Hydranten mit sehr kurzen Stielen (Fig. 26, *C*), oder gar ganz ohne solche (Fig. 26, *D*). Hier müssen wir auch gewisser Eigenschaften gedenken, welche das Gewebe dicht hinter den Hydranten besitzt. Dalyell hat zuerst festgestellt, daß solch ein Hydrant nur kurze Zeit lebt. Wenn er dann abstirbt, wird ein neues Köpfchen regeneriert, und zwar aus dem Material, das direkt hinter dem alten Hydranten gelegen hat. Der Stiel des neuen Hydranten setzt sein Wachstum noch einige Zeit nach der Herausdifferenzierung desselben fort. Ob nun dieses beständige Wachstum am distalen Ende bzw. die normale, von Zeit zu Zeit auftretende Bildung neuer Hydranten in irgend einer ursächlichen Beziehung zu der Bildung unvollendeter Regenerate steht, bliebe noch zu beweisen. Das distale Ende des Stammes enthält mehr von dem roten Pigment, welchem Stamm und Hydrant ihre Farbe verdanken, als die anderen Partien des Stammes. Loeb hat nun die Meinung ausgesprochen, daß dieses rote Pigment ein formativer Stoff im Sinne von Sachs sei, und die Bildung neuer Hydranten dadurch zustande käme, daß es sich in großer Menge an den betreffenden Schnittenden ansammle. Auch Driesch schreibt diesem roten Stoff eine gewisse Bedeutung zu, indessen mehr quantitativer als qualitativer Art. Wenn nun eine von diesen beiden Hypothesen richtig ist, sei es die von Loeb, sei es die von Driesch, so folgt aus dieser Annahme, daß auch die Entstehung von unvollendeten Gebilden irgendwie mit der An- bzw. Abwesenheit dieses roten Pigments zusammenhängen muß. Das rote Pigment liegt in Form von rötlichen Kügelchen in den Zellen des Entoderm. Die Größe dieser Kügelchen ist sehr variabel, die größten sind schon bei ganz schwachen Vergrößerungen zu sehen. Wird nun ein Stück vom Stamm abgeschnitten, so heilt die Wunde bald, indem die Wundränder sich über der Öffnung zusammenlegen. Dann beginnt die in dem Stück enthaltene Körperflüssigkeit in Zirkulation zu geraten. Bald bemerkt man jetzt, daß Schollen in dem Flüssigkeitsstrom treiben, die rötliche Pigmentkörnchen enthalten, ähnlich denen, die sich in den Entodermzellen befinden. Es scheint in der Tat auch, als ob diese Schollen Entodermzellen sind oder wenigstens Bruchstücke von ihnen, die frei geworden sind und nun in der Körperflüssigkeit herumschwimmen. Diese Strömung hält etwa 24 Stunden lang an. Nach Ablauf dieser Zeit ungefähr, kon-

statiert man nun auch, daß die Enden des Stammes sich, infolge einer stärkeren Ansammlung von rotem Pigment, anfangen rötlich zu verfärben. Jetzt erscheinen auch die Furchen, die die ersten Anlagen der Tentakel vorstellen (Fig. 28, *A*), und in kurzer Zeit ist dann die Entwicklung des neuen Hydranten vollzogen. Zur selben Zeit, in der die neuen Hydranten sichtbar werden, beginnen die roten Schollen aus der Körperflüssigkeit zu verschwinden. Ebenfalls zur gleichen Zeit fängt das Pigment des heranwachsenden Hydranten an, sich stark zu vermehren. Es ist also ganz verständlich, daß den beobachtenden Forschern sich der Gedanke aufdrängte, das ursprünglich in der Körperflüssigkeit kreisende Pigment wäre allmählich in der Hydrantenbildungszone aufgehäuft worden. Indessen, wenn es auch ganz sicher richtig ist, daß die roten Schollen nach der Bildungsstätte des neuen Hydranten hinströmen und dort verschwinden, so glaube ich doch nachweisen zu können, daß sie in irgend einer ursächlichen Beziehung zur Bildung des Hydranten nicht stehen.

Man findet die das rote Pigment führenden Schollen nämlich zu einem Klumpen geballt im Verdauungskanal liegen, aus dem sie dann, wenn die Bildung des neuen Hydranten beendet ist, durch den Mund ausgestoßen werden, wie das von Stevens nachgewiesen worden ist.

Die Entwicklung des neuen Hydranten beginnt also, wie gesagt, einige Stunden, nachdem die roten Schollen aus der Körperflüssigkeit verschwunden sind. Das Cönosark der Bildungszone verdickt sich und im Entoderm der betreffenden Gewebe bildet sich rotes Pigment. Dieses Pigment entsteht also in loco und stammt nicht aus den vorher in der Körperflüssigkeit kreisenden roten Schollen. Daß es wirklich so ist, kann man am besten bei der Regeneration sehr kleiner Stücke konstatieren. Man sieht an solchen nämlich leicht, daß die Menge des in dem neu gebildeten Hydranten befindlichen Pigmentes weit größer ist als die, welche vorher in dem gesamten Stück enthalten war (Fig. 28, *D*). Hier kann also gar kein Zweifel darüber walten, daß das Pigment von dem Regenerat selbst und zwar von den Entodermzellen erzeugt wird. Auch die heteromorphische Entwicklung eines Hydranten am basalen Ende eines kurzen Stückes zeigt, daß sich ein Hydrant auch gänzlich ohne die Beteiligung des roten Pigmentes entwickeln kann. Und überdies enthalten diese basalen Hydranten zum Schluß genau so viel Pigment wie die rostralen.

Driesch nimmt an, wie wir oben aussprachen, daß der im Kreislauf befindliche rote Stoff quantitativ bestimme, wieviel von dem Hydranten gebildet werden soll, bzw. daß er die Größe des Hydranten im Verhältnis zum ganzen Stück reguliere. Für diese Auffassung spricht sehr wenig, um so mehr aber dagegen. Loeb drückt nicht ganz klar aus, was er meint. Man kann im Zweifel darüber sein, ob er dem in der Körperflüssigkeit kreisenden, oder dem in der Anlagezone befind-

lichen Pigment die Rolle des formativen Stoffes zuspricht. Wahrscheinlich ist das letztere der Fall. Schnittuntersuchungen der Regenerate während des Regenerationsvorganges sprechen indessen nicht zugunsten dieser Annahme. Es zeigt sich nämlich, daß an allen Punkten des Gewebes mehr rotes Pigment angehäuft wird, als gerade in der eigentlichen Bildungszone des Hydranten. Hier findet dagegen eine ausgedehnte Pigmentneubildung statt. Das Für und Wider der Hypothese von der Wirksamkeit des roten Stoffes ist an dieser Stelle deshalb so ausführlich besprochen worden, weil Tubularia den einzigen Fall darstellt, in welchem der sonst gänzlich hypothetische, formative Stoff in eine wohl charakterisierte und während des ganzen Regenerationsverlaufes gut verfolgbare Substanz verlegt werden kann. Ich habe diesem Punkte meine besondere Aufmerksamkeit widmen zu müssen geglaubt, weil in einer ganzen Reihe von Fällen die Hypothese der formativen Stoffe eine sehr einfache Erklärung für gewisse Erscheinungen der Regeneration zu bieten scheint. Wir werden übrigens auf diesen Punkt noch in einem späteren Kapitel ausführlich zurückkommen. Da nun, wie wir gesehen haben, die Hypothese vom »roten Stoff« nicht imstande ist, die Regeneration unvollendeter Gebilde zu erklären, so müssen wir nach einer anderen Erklärung suchen. Folgende Hypothese erscheint mir nun ganz plausibel. Der Reiz, der die Entwicklung von Hydranten auslöst, kann nur auf ein freies Ende wirken. Die Differenzierung muß also stets hier beginnen, um dann proximalwärts weiter zu schreiten. Bei sehr kleinen Stücken steht der Organismus dann vor der Alternative, entweder einen ganzen Hydranten von kleineren Dimensionen, oder einen unvollendeten Hydranten mit wohlentwickelten distalen Elementen zu bilden. Es ist bemerkenswert, daß in den Fällen, wo das Cönosark sich nicht zusammenzieht und vom Perisark ablöst, sondern ihm in ganzer Länge anliegend verharrt, meistenteils lieber ein unvollendeter Hydrant gebildet wird, als ein ganzer von reduzierter Größe. Diese Beobachtung gibt auch den Schlüssel dafür, daß dieser eigentümliche Regenerationsmodus ausschließlich bei Tubularia gefunden wird und nicht auch bei anderen Formen. Es bleibt nämlich nur bei Tubularia bei der Regeneration sehr kurzer Stücke das Cönosark in ganzer Ausdehnung in dauernder Verbindung mit dem Perisark. Daß an distalen Stammstücken so oft unvollendete Regenerationen gefunden werden, während gleich lange, aber weiter proximalwärts entnommene Stücke Ganzbildungen von reduzierter Größe liefern, mag darin seinen Grund haben, daß proximal das Cönosark dicker ist wie distal, dort ist dann eben im Verhältnis zur Größe des Stammes mehr Bildungsmaterial vorhanden. Nun wird aber das Problem der Regeneration von sehr kurzen Stücken bei Tubularia noch weiter durch den Umstand kompliziert, daß sich in vielen Fällen an beiden freien Enden Hydranten bilden können, oder wenigstens Teile von solchen, wie das Fig. 27

zeigt. Die erste Figur (27, *A*) zeigt zwei Hydranten, die im entgegengesetzten Sinne gerichtet und mit ihren Basen verwachsen sind. Eine andere Form weist nur einen einfachen Kranz von proximalen Tentakeln zwischen den beiden Rüsseln auf (Fig. 27, *B-C*). Eine dritte Modifikation zeigt Fig. 27, *D*, wo sich nur zwei Rüssel finden, jeder umgeben von Reproduktionsorganen; und oft fehlen auch diese, und

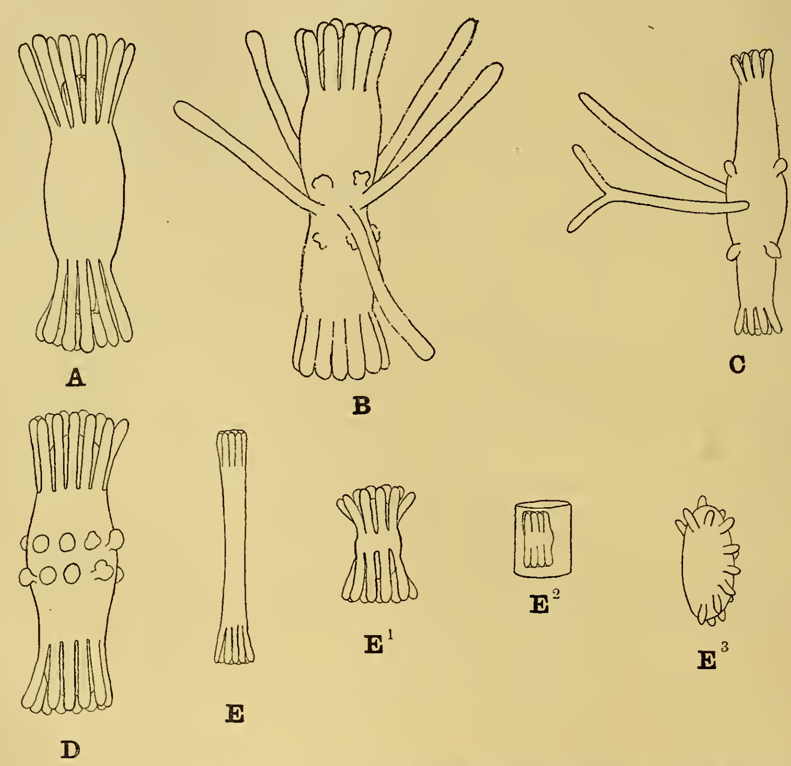


Fig. 27. *Tubularia mesembryanthemum.* *A* kurzes Stück mit einem regenerierten Hydranten an jedem Ende. *B* Doppelhydrant mit nur einem Kranz proximaler Tentakel. *C* Doppelhydrant mit nur zwei proximalen Tentakeln. *D* Doppelproboscis mit zwei Reihen von Geschlechtsorganen. *E*—E^3 Doppelproboscis.

wir finden einfach zwei mit ihren Basen verschmolzene Rüssel (Fig. 27, *E*-E^3). In der Regel bilden auch größere Stücke an beiden Enden Hydranten, wenn sie frei im Wasser aufgehängt werden, und sogar dann, wenn sie flach auf den Boden des Gefäßes gelegt werden. In diesen Fällen entwickelt sich der basale Hydrant um etwa 24 Stunden später als der rostrale. Bei kurzen Stücken entwickeln sich dagegen beide Stücke zu gleicher Zeit (Fig. 28, *D*). Es ist aber zu bemerken, daß die Regeneration kleiner Stücke, ganz gleich ob Einfach- oder

Zwillingsbildungen erzeugt werden, gegenüber der größerer Stücke immer verzögert auftritt. An solch kleinen Stücken bilden die Hydranten sich zu einer Zeit, zu der bei den größeren die basalen Hydranten schon lange aufgetreten sind. Sehr wichtig und von großem theoretischen Interesse ist die Tatsache, daß die an den beiden freien Enden entstehenden Hydranten stets von gleicher Art sind. Mit anderen

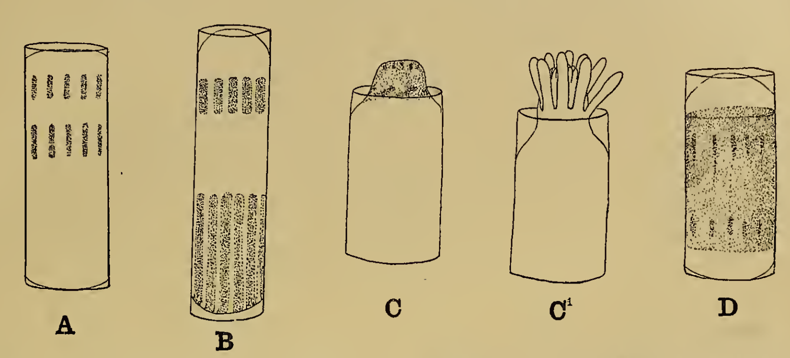


Fig. 28. *Tubularia mesembryanthemum.* *A* kurzes Stück mit stark verkleinerter Hydrantenzone. *B* Stück vom distalen Ende des Stammes, einen Hydranten ohne Stiel bildend (s. Fig. 26, *D*). *C* Stück, an dem sich der Hydrant gerade als distaler Auswuchs anlegt. *C*1 ein späteres Stadium von *C*. *D* kurzes Stück, das eine Doppelproboscis erzeugt (Fig. 27, *E*).

Worten: Entsteht am distalen Ende nur ein Rüssel, so bildet sich auch am proximalen nur ein solcher usw. Es scheint also, als ob der die Regeneration auslösende Reiz an beiden Enden genau gleich stark einwirkt. Man wird sich das wohl ungefähr so vorstellen können: Der die Regeneration anregende Reiz wirkt zwar zuerst auf das distale Ende, es liegen aber die beiden Enden so nahe aneinander, daß die beiderseitigen Reize sich begegnen; und dann wird das vorhandene Material genau auf die beiden Hydranten verteilt.

Der Einfluß des alten Stückes auf das Regenerat.

Eine ganz allgemein anerkannte Tatsache ist die, daß das Regenerat dem gleicht, was entfernt worden war. Dieser Umstand hat bei manchen Forschern die leicht zu begreifende Vermutung erweckt, daß von dem regenerierenden Gewebe ein irgendwie beschaffener Einfluß auf die ihm zunächst liegenden Teile des Regenerates ausgeübt wird dergestalt, daß diese zunächst das zu bilden veranlaßt werden, was normaler Weise direkt vor dem alten Gewebe liegt. Die so differenzierten Teile des Regenerates würden dann in der gleichen Weise auf die direkt vor ihnen liegenden Gewebspartien wirken, und so würde also das Regenerat Schritt für Schritt herausdifferenziert werden. Man kann aber leicht

nachweisen, daß diese an und für sich so bestechende Hypothese vollständig falsch ist. Der Vorgang ist in Wahrheit viel komplizierter und eine ganze Menge anderer Faktoren sind hier mit im Spiel. Nichtsdestoweniger ist es ganz sicher, daß der Charakter des Regenerates durch einen von dem alten Gewebe ausgehenden Einfluß bestimmt wird. Freilich kann es vorkommen, daß dieser Einfluß des alten Gewebes durch andere Faktoren überkompensiert wird und daß dann etwas ganz anderes entsteht, als was entfernt worden war. Ein Beispiel dieser Art ist schon weiter oben diskutiert worden, nämlich daß beim Regenwurm und bei Planarien nur das distalste Körperende regeneriert wird, wenn zu viel vom Vorderende abgeschnitten worden war. Nun kann es sich aber auch ereignen, daß etwas regeneriert wird, das sich von dem, was entfernt worden war, nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ wesentlich unterscheidet. Wenn die Spitze des Augenstieles beim Einsiedlerkrebs oder bei anderen Dekapoden abgeschnitten wird, so wird ein neues Auge regeneriert; schneidet man aber den Stiel an seiner Basis, direkt am Panzer ab, so entsteht ein antennulaähnliches Gebilde. Herbst hat diesen Befund so gedeutet, daß die Anwesenheit des Ganglions im vordersten Teile des Stieles für die Regeneration eines neuen Auges verantwortlich zu machen ist, wenn nur die Spitze des Stieles abgeschnitten wird. Entfernt man dagegen das Ganglion mit, indem man den Stiel an der Basis abschneidet, so fehle dieser vom Ganglion ausgehende Reiz und es könne sich deshalb kein neues Auge bilden. Die Faktoren indeß, die in diesem Fall die Bildung eines antennulaähnlichen Organes auslösen, sind noch gänzlich unbekannt. Weiterhin hat Przibram gezeigt, daß, wenn man den dritten Maxillarfuß von Portunuus, Carcinus oder irgend eines anderen Dekapoden abschneidet, die regenerierende Extremität zuerst in vielen Punkten von ganz anderer Beschaffenheit ist, als ein Maxillarfuß und mehr einem Schreitbein gleicht. Züchtet man das Tier nun aber weiter, bis es sich einigemale gehäutet hat, so wird das Regenerat einem Maxillarfuß immer ähnlicher, bis es zuletzt gar nicht mehr von einem solchen zu unterscheiden ist. Eine andere sehr bemerkenswerte Beobachtung hat Przibram bei *Alpheus plathyrrhynchus* gemacht. Bei diesen Tieren sind die ersten beiden Gliedmaßen oder Scheren verschieden voneinander, indem die eine Schere sowohl größer als auch morphologisch anders gebaut ist als die andere.[1]) Schneidet man die größere Schere im Thorakalgelenk ab, und läßt die kleinere unverletzt, so nimmt diese bei der nächsten (oder manchmal auch erst bei der übernächsten) Häutung die charakteristischen Merkmale der größeren an, während an Stelle der abgeschnittenen eine neue Schere regeneriert, die vollständig der kleineren Schere gleicht. Wiederholt man das Ex-

---

[1]) Normalerweise ist bald die rechte, bald die linke Schere die größere.

periment an demselben Tier, d. h. schneidet man die nunmehr größere Schere ab, so bildet sich bei der nächsten Häutung die Schere, die jetzt die kleinere ist, zur größeren um, und an Stelle der abgeschnittenen, großen Schere, regeneriert eine kleine, so daß nun wieder dieselben Verhältnisse bestehen, wie vor der ersten Operation. Schneidet man beide Scheren zur gleichen Zeit ab, so entstehen zwei neue Scheren zuerst von gleicher Größe, die in ihrem inneren Bau aber jede eine verkleinerte Kopie der abgeschnittenen bilden. Experimente, die uns darüber unterrichten könnten, durch welche Faktoren die Entwicklung von jeder der beiden Arten von Scheren ausgelöst wird, liegen bis jetzt noch nicht vor. Wilson hat die Entdeckung Przibrams bestätigt und die Hypothese aufgestellt, daß man die kleinere Schere gleichsam als ein früheres Entwicklungsstadium der größeren betrachten müsse. Durch die Anwesenheit der größeren werde sie in ihrer Weiterentwicklung gehemmt, wird diese Hemmung aber durch die Entfernung der größeren Schere aufgehoben, so beginnt die kleinere Schere sich weiter zu entwickeln und bildet sich zur großen Schere um. Zeleny hat ganz ähnliche Beziehungen zwischen zwei Organen bei einem Anneliden, *Hydroides dianthus*, gefunden. Dieser Wurm lebt in einer Kalkröhre. Zieht das Tier sich in das Innere dieser Röhre zurück, so schließt er die Öffnung mittels des sogenannten Operculums, einem kleinen Stäbchen, das an einem Ende eine knopfförmige Anschwellung besitzt. Jeder Wurm hat nun zwei von diesen Opercula, von denen das eine jedoch immer nicht voll entwickelt ist. Zerstört man aber das funktionierende, so wächst das bis dahin rudimentär gebliebene heran und übernimmt dessen Funktionen.

Kehren wir nun wieder zu unserm eigentlichen Problem zurück, nämlich daß in der Regel immer das regeneriert wird, was fehlt. Hier interessieren uns in erster Linie die Befunde von Peebles an den koloniebildenden Hydroidpolypen Podocoryne und Hydractinia. Diese Kolonien bestehen aus drei verschiedenen Arten von Personen: Freß-, Wehr- und Geschlechtstieren. Peebles fand nun, daß, wenn man Stämmchen von diesen Polypen zerschneidet, jedes Stammstückchen Personen von derselben Art regeneriert, wie ursprünglich auf ihm gesessen haben. Stammstückchen mit Freßpolypen erzeugen immer wieder neue Freßpolypen, meistens am apikalen Ende, manchmal aber auch am basalen. Und ganz so verhalten sich die übrigen Arten von Polypen. Ein anderer Regenerationsmodus gelangt zur Beobachtung, wenn man ein Stammstückchen mit nur Freßpolypen zwar sonst ganz in Ruhe läßt, ihm aber kein frisches Wasser gibt. Ein solches Stück bildet keine neuen Polypen mehr, sondern sendet Wurzeln ähnliche Stolonen aus, die zuerst an den beiden Enden des Stückes sich entwickeln, sich dann aber bald über das ganze Stück verbreiten. Sie bilden nun ein außerordentlich feines Netzwerk, in dem das ursprüngliche Stammstück

bald gänzlich aufgeht. Nach einigen Tagen wachsen dann aus diesem Netzwerk, und zwar rechtwinklig zu ihm, neue Freßpolypen hervor. Stammstücke, an denen nur Wehrpolypen sitzen, können auch Stolonen bilden, indessen entsteht in diesen Fällen nie ein so ausgedehntes Netzwerk, auch ist bis jetzt die Bildung von neuen Individuen noch nicht beobachtet worden. Stammstücke mit Geschlechtstieren haben nur einmal einen kurzen Stolo gebildet, aus dem Polypen hervorsprossen, die ganz den Habitus von Freßpolypen hatten. Bestätigt sich diese letztere Beobachtung, so kann also auch bei dieser Tierklasse etwas regeneriert werden, was von ganz anderer Art ist, als das, was entfernt worden war. Indessen darf man dabei nicht übersehen, daß ein derartiges Regenerat erst auf dem Umweg über die Stolonenbildung erzeugt wird. Stolonenbildung ist aber anderseits der gewöhnliche Weg, auf dem bei diesen koloniebildenden Formen sich die Freßpolypen vermehren. Es handelt sich also in diesem Fall primär um einen Rückdifferenzierungsprozeß auf eine niedere Form, den Stolo. Auf den Stolo aber wirkt in diesem Falle dann derselbe Faktor, der auch sonst die Bildung von Freßpolypen auslöst und zwar in ganz gleicher Weise, und so werden diese an einem Stamme gebildet, wo früher nur Geschlechtstiere saßen. Es geht also der Einfluß der früheren Struktur dadurch verloren, daß das Gewebe einen anderen Charakter annimmt.

Eine Reihe anderer Experimente eröffnet uns einen Einblick in das Walten eines inneren Faktors der Regeneration, der mir ein außerordentlich wichtiger zu sein scheint, und mit dessen Hilfe wir eine große Menge von Erscheinungen deuten können. Einer Planarie wird der Kopf abgeschnitten, dann der Rumpf längs gespalten und endlich eine Hälfte dicht oberhalb des unteren Endes des Längsschnittes abgetragen (siehe Fig. 29, *A*). Verhindert man es nun, daß die beiden Stücke in der Mittellinie zusammenheilen, so bildet jedes derselben an seinem vorderen Ende einen neuen Kopf (Fig. 29, *C*). Heilen die beiden Stücke aber in der Mittellinie zusammen, so daß die vordere Schnittfläche des längeren Stückes mit der des kürzeren durch das neue Material, das sich an der medialen Seite des ersteren bildet, in Kommunikation tritt, so entwickelt sich nur ein Kopf an dem längeren Stück (Fig. 29, *B*). Dadurch, daß die beiden Stücke miteinander in Verbindung gebracht werden, wird also die Entwicklung eines neuen Kopfes auch an der kürzeren Hälfte verhindert. Manchmal wird allerdings ein schwacher Versuch von Seiten des kurzen Stückes gemacht, noch einen neuen Kopf zu bilden. Doch kommt nie mehr zustande als ein kurzer, vorn zugespitzter Auswuchs. Versuchen wir, uns ein Bild davon zu machen, welche Faktoren es wohl sein mögen, die an der kürzeren Hälfte die Entwicklung eines Kopfes in diesem Falle verhindern, so werden wir, meine ich, am leichtesten zu einem Verständnis gelangen, wenn wir annehmen, daß in dem noch indifferenzierten

Regenerat die einzelnen Gewebspartien sich unter verschiedenen Spannungsverhältnissen befinden. Diesen Unterschied in der Gewebsspannung würden wir dann dafür verantwortlich machen müssen, daß ein neuer Kopf sich nur aus dem weiter nach vorn gelegenen Material bilden kann, nicht aber aus dem weiter nach hintenzu liegenden. Wir können uns wohl auch vorstellen, daß es ähnliche Faktoren sind, die bei der Regeneration des Fischschwanzes von einer schrägen Schnittfläche aus das Wachstum des Regenerates regulieren. Das Wachstumsmaximum findet sich an denjenigen Punkten des Regenerates, die der Basis des

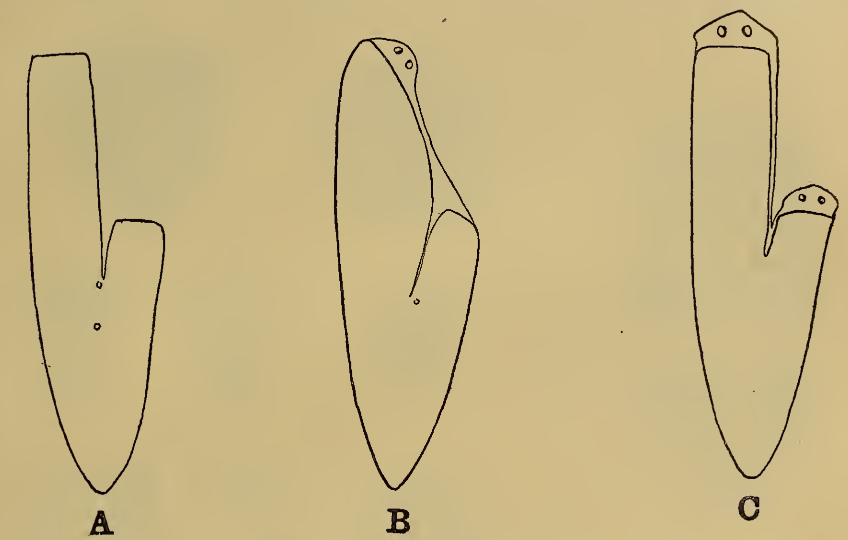


Fig. 29. *Planaria lugubris*. *A* zeigt die Operationsmethode. *B* Regeneration eines einzigen Kopfes am Vorderende des vorderen Querschnittes. Eine Gewebsbrücke verbindet ihn mit dem an dem hinteren Querschnitt neu entstandenen Materiale. Die beiden Längshälften sind längs der Mittellinie zusammengeheilt. *C* es sind zwei Köpfe, an jedem Querschnitt einer, regeneriert. Die Verheilung der beiden Längshälften längs der Mittellinie war verhindert worden.

Schwanzes am nächsten liegen (Fig. 39). An allen anderen Punkten ist das Wachstum verzögert oder wird vielmehr, besser gesagt, in Schach gehalten, damit dem Regenerat die typische Form des Schwanzes von vornherein gewahrt bleibt. Tatsächliche Beweise dafür, daß es der Unterschied in der Spannung der verschiedenen Gewebspartien ist, der das Wachstum der betreffenden Teile des Regenerates reguliert, lassen sich ja zurzeit nicht erbringen; nichtsdestoweniger halte ich die eben ausgesprochene Hypothese für erlaubt, da sie uns wenigstens die Möglichkeit an die Hand gibt, uns eine konkrete Vorstellung davon zu machen, in welcher Weise die einzelnen Teile der Gewebe unter einander korrespondieren. — Doch davon des näheren in einem späteren Kapitel!

Der Einfluß des Kerns auf die Regeneration.

Der Einfluß des Kerns auf die Regeneration ist an einer Reihe von Einzellern studiert worden. Brandt hat zuerst im Jahre 1877 nachgewiesen, daß kernhaltige Fragmente von Actinosphärium Eichhornii die charakteristische Form wieder annehmen, während kernlose das nicht tun. Schmitz sprengte (79) die Umhüllungsmembran von Siphonocladus. Der Inhalt ballte sich dann zu mehreren Protoplasmaklumpen zusammen, die bald eine kugelförmige Gestalt annahmen. Einige dieser

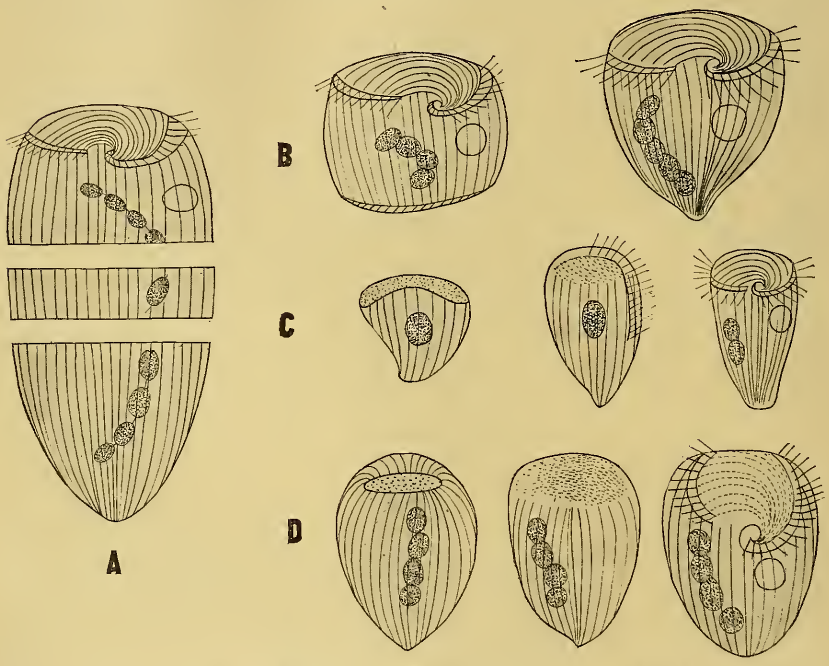


Fig. 30. *Stentor coeruleus*. Nach Gruber. *A* ein in drei Querstücke geteiltes Individuum. *B* Regeneration des oberen, *C* des mittleren, *D* des unteren Stückes.

Kugeln erhielten Kerne (einen oder auch mehrere), andere blieben kernlos. Die kernhaltigen Stücke bildeten eine neue Membran um sich und wurden nach und nach zu normalen, typisch gebauten Organismen. Die kernlosen Bruchstücke bildeten keine neue Membran und gingen bald zugrunde. Nußbaum operierte (84, 86) Oxystricha und Gastrostyla, zwei Flagellaten. Auch hier regenerierten kernhaltige Stücke ohne weiteres einen neuen Organismus von kleineren Dimensionen, der auch noch weiterer Regenerationen fähig war. Die kernlosen Stücke aber blieben wohl noch ein bis zwei Tage am Leben, gingen dann jedoch, ohne Anstalten zur Regeneration gemacht zu haben, zu-

grunde. Genau das Gleiche fand Gruber bei einem anderen Wimperinfusor, Stentor coeruleus. Kernlose Fragmente legten sich mit ihren Schnittenden zusammen, so daß die Wunde geschlossen wurde, bewegten sich auch noch für einige Zeit, gingen schließlich aber doch ohne Regeneration zugrunde. Sehr interessant ist folgende Beobachtung Grubers: Ein kernloses Fragment, das ein Stück von einem in Neubildung begriffenen Peristom enthält, macht dieses Peristom fertig, während doch sonst niemals ein neues Peristom von einem kernlosen Fragment gebildet werden kann. Er deutet diesen Befund so, daß, wenn einmal die Bildung eines neuen Peristoms auf Anregung des Kernes begonnen hat, dieselbe zu Ende geführt werden kann, auch wenn das betreffende Stück derweilen von dem Kern getrennt wird. Ein kernloses Stück, das einen Teil eines bereits fertigen Peristoms besitzt, ergänzt denselben natürlich nicht. Auch bei kernlosen Stücken von Amoeben konnte Gruber feststellen, daß sie sich ganz anders verhielten, als kernhaltige und nach kurzer Zeit starben.

Klebs fand, daß man gewisse Algen in plasmolysierende Lösungen bringen kann, die ihnen quoad vitam nicht ernstlich schaden, durch deren Einfluß jedoch das Protoplasma in einzelne Klumpen zusammengeballt wird, von denen einzelne Kerne enthalten, andere aber nicht. Legt man z. B. Faden von Zygnema oder Spirogyra in eine 16% Zuckerlösung, so wird das Protoplasma der einzelnen Zellen in Stücke zersprengt, von denen einige Kerne haben, andere aber nicht. Beide Arten von Protoplasmaklumpen können eine zeitlang am Leben bleiben, einige von den kernlosen Fragmenten lebten sogar bis zu sechs Wochen. Brachte man aber die kernhaltigen Stücke in reines Wasser zurück, so schieden sie eine neue Zellulosemembran um sich aus, während die unter die gleichen Bedingungen versetzten kernlosen Stücke nackt blieben. Allerdings konnten solche kernlosen Fragmente im Sonnenlicht Stärke[1]) produzieren, die dann in der Dunkelheit verbraucht wird, um dann bei abermaliger Belichtung aufs neue ergänzt zu werden.

Balbiani (88) fand, daß kernlose Stücke von Cytrostomum trachelus und Protodon nicht wieder regeneriert wurden; Verworn hatte ähnliche Resultate bei einigen anderen Protozoen (89 und 92). Dasselbe haben auch Hofer (89), Haberlandt und Gerassimoff (90) gefunden. Palla glaubte gesehen zu haben (90), daß kernlose Fragmente speziell von Zellen aus der Wachstumszone bei gewissen Formen imstande wären, eine neue Zellmembran zu bilden; indessen ist diese Behauptung in jüngster Zeit von Townsend bestritten worden (97), der bei einigen Formen feststellte, daß eine neue Zellmembran von kernlosen Frag-

[1]) Bei anderen Pflanzen, z. B. Fumaria, können kernlose Stücke ihren Stärkevorrat anscheinend nicht wieder ersetzen, wenn ihr Bestand aufgebraucht ist.

menten nur dann gebildet werden kann, wenn sie durch Protoplasmafäden mit kernhaltigen Stücken in Verbindung stehen. Die allerfeinsten Zellbrücken genügen, um einem kernlosen Stücke die Fähigkeit zu verleihen, eine neue Zellwand zu regenerieren. Ja selbst wenn die beiden Bruchstücke, das kernhaltige und das kernlose, zwei verschiedenen Zellen angehören, so daß also der Verbindungsfaden durch die Grenzmembran hindurchtreten muß, wird das kernlose Fragment zur Regeneration angeregt.

Betrachten wir einige der eben zitierten Experimente jetzt einmal etwas mehr im Detail: Wir sehen da, daß, wenn man einen einzelligen Organismus, wie Stylonychia in drei Stücke schneidet, die beiden terminalen Stücke ohne Kern nicht zu regenerieren vermögen, während das kernhaltige Mittelstück einen neuen, nur entsprechend kleineren Organismus erzeugt. Schneidet man einen Stentor in drei Teile, von denen jeder einen oder mehrere Knoten des Makronucleus enthält, so regeneriert jedes Stück einen neuen Stentor. Schneidet man aber ein Stück so heraus, daß es keinen Teil des Makronucleus mehr enthält, so unterbleibt die Regeneration. Verworn entfernte bei einem Radiolar, Thallassicola nucleata, die Zentralkapsel zusamt dem Kern. Das kernlose Tier blieb zwar noch einige Zeit am Leben, ging dann aber, ohne die geringsten Ansätze zur Regeneration gemacht zu haben, zugrunde. Die kernhaltige Zentralkapsel bildete dagegen einen neuen extrakapsulären Weichkörper, mit Pseudopodien, gerade wie beim normalen Tier. Präpariert man den Kern aus der Zentralkapsel heraus, so stirbt dieselbe ab, allerdings nicht ohne vorher Spuren eines extrakapsulären Weichkörpers erzeugt zu haben. Schält man das Protoplasma rund um den Kern und so dicht als möglich an ihn herangehend ab, so kann dieser keinen neuen Organismus regenerieren, sondern stirbt bald ab. Verworn schließt daraus, daß weder Kern ohne Protoplasma, noch Protoplasma ohne Kern zur Ausübung ihrer normalen Funktionen befähigt sind. Diese Experimente beweisen zur Genüge, daß kernlose Fragmente unfähig sind zu regenerieren. Wenn wir aber noch tiefer auf die Bedeutung derselben eingehen wollen, so finden wir nur sehr wenig Tatsächliches, das hierfür in Betracht kommen könnte. Das Verhalten der kernlosen Stücke zeigt deutlich, daß der ganze Stoffwechsel der Zelle durch die Entfernung des Kernes alteriert worden ist. In einigen Fällen vermögen solche kernlosen Fragmente die in ihnen eingeschlossene Nahrung nicht mehr zu assimilieren. Diese Änderung im Stoffwechsel der Zelle mag damit zusammenhängen, daß Zelleib und Zellkern sich in steter Wechselbeziehung befinden, welche mit der Entfernung des Kernes natürlich aufgehoben wird. Vielleicht daß das Regenerationsunvermögen kernloser Stücke mit dieser Änderung des Stoffwechsels zusammenhängt. Doch kann diese Impotenz nicht etwa auf einen Mangel an vitaler Energie zurückgeführt werden. Das

unaufhörliche Schlagen der Wimpern, das bei den Fragmenten mancher Formen oft tagelang andauert, beweist, daß eine ganz beträchtliche Menge von Lebenskraft in ihnen aufgestapelt sein kann. Leider wissen wir eben noch viel zu wenig über die Wechselbeziehungen zwischen Zelleib und Zellkern, als daß wir imstande wären zu sagen, auf welchem ganz bestimmten Faktor dieses Regenerationsunvermögen kernloser Stücke nun eigentlich beruht.

Loeb (99) hat die Vermutung ausgesprochen, daß das Regenerationsunvermögen kernloser Stücke vielleicht mit einem Mangel an Sauerstoff zusammenhinge. Nach Spitzers Befunden enthält ja der Kern Substanzen, die den Oxydationsprozeß begünstigen. Es soll also nach Loebs Argumentationen nach Entfernung des Kernes die Sauerstoffaufnahme zu gering werden, als daß noch Regenerationsgeschehen eintreten könnte. Als Stütze für diese Ansicht führt Loeb an, daß kernlose Stücke von Infusorien nur ein bis zwei Tage am Leben blieben, während die chlorophyllhaltigen Bruchstücke von Pflanzen die Operation oft fünf bis sechs Wochen überdauerten. Kernlose, aber chlorophyllhaltige Pflanzenbruchstücke können ja natürlich einen größeren Überschuß an Sauerstoff erhalten als tierische, die kein Chlorophyll besitzen, da in den Chlorophyllkörnern Kohlendioxyd um- und Sauerstoff in Freiheit gesetzt wird. Es darf indessen hierbei nicht übersehen werden, daß gegen Loebs Ansicht gewichtige Gründe sprechen. Beispielsweise gelingt es oft, kernlose Fragmente von Amoeben bis zu vierzehn Tagen am Leben zu erhalten. Auch findet ja trotz der besseren Sauerstoffversorgung pflanzlicher Bruchstücke an kernlosen Fragmenten ebensowenig Regeneration statt wie bei Tieren.

Auch kernlose Stücke vom Seeigelei sind keiner weiteren Entwicklung mehr fähig, ganz gleich ob sie vom befruchteten oder unbefruchteten Ei abstammten. Dringt aber ein Spermatozoon in solch ein kernloses Eibruchstück ein, so teilt sich dasselbe und bildet einen Embryo, wie Boveri und Wilson gezeigt haben.

Boveri gelang es auch, kernlose Eifragmente der einen Spezies mit Samen einer anderen zu befruchten. Er fand, daß der Pluteus, der einem derartig behandelten Eibruchstück entstammte, nach dem Typus derjenigen Art gebaut war, der das Spermatozoon angehörte. Daraus zog er den Schluß, daß die charakteristischen Artmerkmale durch den Kern bestimmt würden, das Protoplasma aber ohne Einfluß auf die typische Gestalt des Embryos wäre. Diese Befunde Boveris sind indessen nicht ohne Widerspruch geblieben. Seeliger (95) und Morgan (95) haben gezeigt, daß bei ber Bastardbefruchtung von Sphaerechinus granularis ♂ mit Echinus mikrotuberculatus ♀, dieselbe Kombination, die Boveri benutzte, auch wenn man an ganzen Eiern arbeitet, Larven entstehen, deren Artcharaktere innerhalb sehr weiter Grenzen schwanken. Die meisten stellen zwar ungefähr einen Zwischentypus zwischen den

6*

beiden Arten dar, immerhin wird aber stets ein gewisser Prozentsatz mit ausschließlich väterlichen Charakteren gefunden. Vernon hat endlich neuerdings (99) nachgewiesen, daß die Artcharaktere von Bastarden sehr von dem Reifezustand der elterlichen Geschlechtsprodukte abhängen. Zuzeiten, wo die Eier (Sphaerechinus) sich auf ihrem Reifeminimum befinden, pflegen die Bastarde mehr dem Vater zu gleichen. (Strongylocentrotus).

Gerade die entgegengesetzten Resultate wie Boveri hat endlich Godlewski erzielt. Ihm ist es gelungen, kernlose Fragmente vom Seeigelei mit Sperma von *Antedon* (einem Crinoiden) zu befruchten. Die Entwicklung dieser Eifragmente ging nach dem Typus des Seeigeleies und nicht nach dem des Haarsterneies vor sich. Auch die jungen Plutei glichen Seeigelpluteis. Hier hat also der Einfluß des Protoplasmas sich — wenigstens für die erste Entwicklungsepoche bis zur Larve — als stärker erwiesen als der des Kernes.

Eine große Zahl moderner Theoretiker glaubt, daß in den Kernen der Zellen höherer Tiere gewisse Reserven deponiert seien und daß die Gründe für die Totipotenz der Zellen ausschließlich in den Kernen zu suchen seien. Diese Forscher stellen sich den Vorgang etwa so vor, daß das alte Cytoplasma von den Kernen resorbiert und aus den Reservebeständen desselben neu ersetzt wird. Diese Annahme scheint mir persönlich ebenso willkürlich wie unwahrscheinlich; auf keinen Fall aber kann sie als zwingend angesehen werden. Allerdings büßen regenerierende Zellen ihre alte Differenzierung ein — es findet eine richtige Entdifferenzierung statt —, indessen wird doch, so weit die direkte Beobachtung uns darüber Aufschluß geben kann, dasselbe alte Protoplasma neu differenziert. Das Protoplasma muß darum als ebenso totipotent angesehen werden als die Kerne. Die außerordentliche Wichtigkeit des Kernes für den gesamten Stoffwechsel der Zelle wird kein Mensch leugnen. Es ist auch mehr wie wahrscheinlich, daß eine Umdifferenzierung in Abwesenheit des Kernes unmöglich ist. Zwischen diesem Zugeständnis und der Annahme, daß das neue Anlagematerial für ein Regenerat ausschließlich den Reservebeständen des Kernes entstamme, besteht indessen ein großer Unterschied. So weit wir bis jetzt sehen können, ist der Anteil von Kern und Protoplasma an der Regeneration gleich groß. Eine Reihe von Beobachtungen spricht auch dafür, daß der Charakter des regenerierenden Teils (das heißt also sein Differenzierungszustand) eine wichtige Rolle bei der Regeneration spielt und oft ausschlaggebend dafür ist, was oder wieviel regeneriert werden soll, — ob aber hierbei Kern oder Protoplasma die Hauptrolle spielen, muß vorderhand noch unentschieden bleiben. So viel scheint aber festzustehen, daß der Totipotenz des Kernes eine ebenso große Umwandlungsfähigkeit des Protoplasmas entspricht. Mit anderen Worten, da Kern und Protoplasma sich im Laufe eines Diffe-

renzierungsprozesses ganz konform in derselben Richtung verändern, so müssen sie beide als gleichwertige Faktoren angesehen werden.

Der Wundverschluß.

Eine der uns am meisten vertrautesten Erscheinungen nach der Operation ist die außerordentlich rasche Bedeckung der offen daliegenden Gewebe. Dieselbe beginnt gewöhnlich von den Rändern der Wunde her, und schon nach kurzer Zeit bedeckt eine einfache Lage von Zellen, meistenteils ektodermalen Ursprungs, die Schnittfläche. Bei vielen Formen wird der Wundverschluß durch Kontraktion der Körpermuskulatur zuwege gebracht, so wahrscheinlich beim Regenwurm und bei Planarien, aber ebensogut auch bei anderen Tieren wie Seesternen und Holothurien. Neben diesem einfachen Mechanismus des Wundverschlusses durch Muskelkontraktion findet indessen immer noch etwas anderes statt, das allerdings bei den Formen, wo der erste Verschluß durch die Muskeltätigkeit zu stande kommt, weniger gut zu erkennen ist, dafür aber dort um so deutlicher wird, wo gar keine oder doch nur eine sehr geringe Muskulatur vorhanden ist. Ich kann aus eigener Beobachtung über zwei Fälle berichten. Schneidet man ein Stück vom Stamm einer Tubularie heraus, so schließen sich die Wundränder innerhalb 20 bis 30 Minuten. Die Leibeswand, das Cönosark, die aus zwei Blättern, dem Ektoderm und dem Entoderm, besteht, hebt sich ein wenig von den Schnitträndern der festen äußeren Röhre, dem Perisark, ab und zieht sich dann quer über die Wundfläche herüber. Es bildet sich rings um die Wundränder zuerst ein ganz glatter Saum, der konzentrisch nach der Mitte zu fortschreitet, wo dann der definitive Verschluß stattfindet. Man darf sich nicht etwa vorstellen, daß das Cönosark sich über die Wunde herüberwölbt, die dünne Verschlußplatte liegt der Wundfläche ganz eben auf, und steht genau senkrecht zum Perisark. Sie besteht aus zwei Lagen von Zellen, die zwischen Zentrum und Peripherie konzentrisch angeordnet sind. Da Muskelfasern im Stamm von Tubularia nicht vorkommen, so kann dieser Vorgang auch nicht auf Muskelkontraktion bezogen werden. Aber selbst angenommen, es existierten hier kurze Muskelfasern, so könnten sie doch niemals den Transport von besonderen Zellen quer über die Wundfläche bewirken.[1]) Da also der Wundverschluß durch irgendwie erkennbare mechanische Hilfsmittel nicht zustande kommen kann, so können wir nicht annehmen, daß hier etwas wie Cytrotopismus mit im Spiele ist. Der Wundverschluß findet in gleicher Weise sowohl im

[1]) Im übrigen habe ich gefunden, daß der Wundverschluß auch dann in der gleichen Art von statten geht, wenn man 1 % KCl zum Seewasser hinzufügt. Dieses Salz hat aber, wie Loeb gezeigt hat, eine hemmende Wirkung auf die Tätigkeit der Muskelfasern, während es die amöboide Bewegung nicht beeinflußt.

reinen Seewasser als auch in stärkeren Salzlösungen statt. Die Art, wie die Zellen über die Wunde herüberwandern, läßt sich am besten an solchen Stücken verfolgen, die längs geschnitten sind. Der ganze Vorgang hat die meiste Ähnlichkeit mit dem Zusammenziehen des Protoplasmas bei Protozoen, und so weit man nach dem äußeren Augenschein urteilen kann, scheinen die beiden Vorgänge in der Tat identisch zu sein.

Wir dürfen meiner Meinung nach den Wundverschluß, obwohl er ein die Regeneration vorbereitender Schritt ist, doch nicht als zur Regeneration im eigentlichen Sinne gehörig betrachten. Daß die beiden Prozesse in der Tat nicht von denselben inneren Faktoren bedingt werden, zeigt folgendes Experiment: Hält man eine Kolonie von Tubularien im Aquarium, so bildet dieselbe zwei- oder dreimal neue Hydranten, und dann hört die Hydrantenbildung auf. Schneidet man nun nach dem Tode der letzten Hydrantengeneration ein Stück vom Stamm ab, so schließt sich die Wunde genau so rasch, wie dies bei frischen Kolonien der Fall ist. Noch überzeugender ist folgendes Experiment: Zu gewissen Jahreszeiten verliert *Tubularia (Parypha) crocea* ihre Hydranten und es bleiben die nakten Stämme übrig. Stücke von diesen Stämmen können zu dieser Zeit keine Hydranten regenerieren, nichtsdestoweniger verheilen Wunden an ihnen zu dieser Jahreszeit genau so gut wie zu jeder anderen, wo sie Hydranten tragen und neue erzeugen können.

Gleichfalls unter dieselbe Kategorie von Erscheinungen scheinen auch die Vorgänge zu gehören, die sich bei Anurenembryonen beim ersten Wundverschluß abspielen. Schneidet man derartige Embryonen, entweder solche, die man aus der Dotterhaut herausgeschält hat, oder selbst auch noch solche, die bereits ausgeschlüpft sind, in zwei Stücke, so bedecken sich die Wundflächen sehr rasch mit einer Lage von Ektodermzellen. Noch besser kann man diese Vorgänge an solchen Embryonen beobachten, bei denen man seitlich mit einer Schere ein tüchtiges Stück herausgeschnitten hat. Der Defekt mag den vierten Teil der betreffenden Seite einnehmen, ja selbst noch größer sein, nichtsdestoweniger schließt sich die Wunde in ganz unverhältnismäßig kurzer Zeit. Nach einer halben, höchstens einer Stunde ist die ganze, große Wundfläche mit einer Zellage bedeckt. Es wird also in diesem Fall die Wunde nicht durch ein Hinüberwandern der einzelnen Zellen verschlossen, sondern durch ein allmähliches konzentrisches Vorrücken des glatten Ektodermrandes nach der Mitte des Stückes zu. Die ganzen Vorgänge sind dem, was wir oben bei Tubularia beschrieben haben, so ähnlich, daß ich nicht anstehe, sie für identisch zu erklären. Da ja an der Stelle, an der die Operation vollzogen wurde, Muskeln nicht vorhanden sind, so kann der Vorgang auch nicht auf Muskelkontraktion zurückgeführt werden, sondern der Kaulquappenkörper besitzt offenbar

dieselbe Fähigkeit sich zusammenzuziehen wie Tubularia. Selbst das kleinste Stück, das abgeschnitten wird, zeigt die gleiche Reaktion. Zuerst krümmt es sich ganz plötzlich über seine äußere Fläche; der Grund davon liegt offenbar in gewissen Spannungsunterschieden der beiden Flächen, die sich erst ausgleichen müssen. Dann verdicken sich die Ränder, krümmen sich nach innen und beginnen über die innere Fläche des Stückes herüberzuwandern. Die Bedeckung derselben mit Ektoderm wird indessen selten ganz beendet; es wird da wohl eine Maximalgrenze vorhanden sein, über welche hinaus das Ektoderm beim Vorschieben der Ränder nicht gedehnt werden kann. Eine Sache noch ist es, die den Beobachter außerordentlich frappiert: das ist das absolute Fehlen jeglichen abgestorbenen Materials auf den Wundflächen, sowohl beim Frosch, wie bei Tubularia. Kaum ist die Operation beendet, so beginnt auch schon die Bedeckung der Wunde, und niemals kann man auch nur eine Spur von absterbenden Zellen oder Teile von solchen finden.

Strukturelle und elektrische Polarität.

Matthews hat gefunden, daß das orale Schnittende eines Stammstückes von Tubularia oder eines anderen Hydroidpolypen sich zum basalen Ende negativ-elektrisch verhält, das heißt also, daß der elektrische Strom vom proximalen zum distalen Ende verläuft. Er hat die Frage aufgeworfen, ob nicht vielleicht diese elektrische Polarität die Grundlage für die strukturelle bilde. Diese Annahme ist weiterhin durch die Tatsache gestützt, daß die am meisten proximal liegenden Partien einer schrägen Schnittfläche vom Fundulusschwanz sich zu den am meisten distal liegenden gleichfalls negativ elektrisch verhalten. Man erinnert sich, daß ich nachgewiesen habe, daß das Wachstumsmaximum sich eben in dieser am meisten proximal liegenden Zone befindet. Er hat dann die Idee ausgesprochen, daß auch bei Planaria die Regeneration eines Kopfes an den weiter nach vorn gelegenen Partien einer schrägen Schnittfläche auf ein ähnliches negativelektrisches Verhalten zu den übrigen Geweben zurückzuführen ist. Diese Hypothese müßte aber ihre Feuerprobe erst noch an den Fällen von Heteromorphosen bestehen. Versuche, die ich vor einiger Zeit am Regenwurm angestellt habe, überzeugen mich, daß wir es hier mit einem sehr komplizierten Problem zu tun haben, welches sich durch einfache Vergleichung der Potentiale an den beiden Schnittenden nicht lösen läßt.

IV. Kapitel.

Regeneration im Pflanzenreich.

Einleitung.

Die Bedingungen zum Experiment sind im Pflanzenreich außerordentlich viel günstiger als im Tierreich. Daher kommt es, daß die exakte Formenkunde dort viel größere Fortschritte gemacht hat, wie hier. Viel früher als die Zoologen haben sich die Botaniker bewußt mit entwicklungsphysiologischen Problemen beschäftigt. Ihre Analysen sind infolge aller dieser Umstände viel ausführlicher und exakter. Eine Beschäftigung mit den Ergebnissen botanischer Forschung muß daher auch für uns von größtem Nutzen sein. Ich halte es mit Pfeffer für richtig, scharf zwischen zwei Arten von Ersatzreaktionen zu unterscheiden. Auch Göbel, Lopriore, Küster, Winkler, Simon usw. stimmen in der Sache hierin mit Pfeffer überein, nur in der Art der Benennung der beiden Ersatzarten weichen die einzelnen Forscher voneinander ab. Pfeffer unterscheidet die eigentliche Regeneration von der Schnittfläche aus (von Küster Restitutionen genannt) und die Reproduktion. Diese geschieht mit den Mitteln der normalen Ontogenese. Es wachsen in letzterem Falle infolge des Verlustes eines Teiles bereits vorhandene, bis dahin latent gebliebene Anlagen aus. Einen Übergang zwischen beiden stellen die regenerativen Adventivbildungen dar, so weit an ihrer Entstehung Zellen beteiligt sind, die diese Leistungen normaler Weise nie vollbracht hätten, und die Callusbildungen, bei denen die Neuanlagen, meist in größerer Anzahl, sekundär aus dem an der Wundfläche gebildeten Callusgewebe entstehen.

Die beiden letzten Arten von Ersatzreaktionen rechnen wir, trotzdem sie, wie gesagt, den Übergang zwischen Regeneration und Reproduktion bilden, zu letzterer, während wir unter echter Regeneration nur die Fälle verstehen, in denen das Regenerat sich direkt über der Wundfläche bildet. Als die erste englische Auflage dieses Buches erschien, waren die Vorgänge der echten Regeneration weder so genau bekannt, noch so eingehend analysiert wie heute. Morgan war daher berechtigt, die Bezeichnung Regeneration generell für alle Ersatzreaktionen zu gebrauchen. Vom heutigen Standpunkte der Wissenschaft

muß man die oben erwähnte Unterscheidung machen. Der Übersetzer sieht sich daher veranlaßt, dem Morganschen Text, der sich fast ausschließlich mit den Reproduktionen beschäftigt, und der bis auf einige, vom Autor ausdrücklich gewünschte Zusätze unverändert geblieben ist, eine kurze Übersicht über die echten Regenerationsgeschehen bei Pflanzen voraus zu schicken, für welche er die Verantwortung ausdrücklich selbst übernimmt, ebenso wie für die Besprechung der Ersatzreaktionen bei den Pilzen und Algen.

Echte Regenerationen bei den Gefäßpflanzen.

Allen Regenerationserscheinungen im Pflanzenreich gemeinsam ist nach der Meinung sämtlicher Autoren der Umstand, daß Regeneration nur da erfolgen kann, wo wirklich embryonales oder meristematisches Gewebe, d. h. solches, das noch nicht ausdifferenziert ist, vorhanden ist. Wirkliche Entdifferenzierungsprozesse sind nicht eigentlich zur Beobachtung gelangt, höchstens kann man die Auflösung von Zellmembranen als ein solches Geschehen auffassen. Echte Regeneration ist bis jetzt nur bei den Gefäßkryptogamen und Phanerogamen beobachtet worden; bei den Moosen, bei denen Reproduktion so häufig ist, konnte echte Regeneration bis jetzt nicht beobachtet werden, dagegen wieder bei den niedersten Pflanzen, den Pilzen und Algen. Zwischen Regeneration und Reproduktion bestehen nach Göbel (1905) feste Beziehungen der Art, daß die eine nur bei Unterdrückung der anderen in ausgedehntem Maße stattfindet. Wir beginnen mit der Regeneration bei den Gefäßpflanzen, lassen dann die Reproduktionserscheinungen bei höheren und niederen Pflanzen folgen, um endlich die Ersatzreaktionen bei den Thallophyten, Pilzen und Algen, zu besprechen.

Den drei morphologischen Gliedern der höheren Pflanzen entsprechend werden wir successive die Regeneration von Wurzel, Stengel und Blatt besprechen. Wir beginnen mit der Wurzel, als demjenigen Teil, bei dem die Analyse des Regenerationsverlaufes am besten durchgeführt worden ist.

Die **Wurzel.** Die Regeneration der Wurzelspitze ist zuerst im Jahre 1872 von Ciesielski beschrieben, indessen nicht genauer untersucht und analysiert worden. Im Jahre 1874 wurden die Beobachtungen Ciesielskis von Prantl nachgeprüft, bestätigt und erweitert, doch wurden die anatomischen Verhältnisse hierbei kaum berücksichtigt. 1896 nahm Lopriore diese Untersuchungen wieder auf, doch geben seine Arbeiten, die zu anderen Zwecken angestellt waren, gerade über die Anfangsstadien dieser Prozesse keinen Aufschluß. Die genauere Kenntnis dieser Vorgänge verdanken wir erst der 1904 erschienenen, sehr sorgfältigen Arbeit S. Simons. Simons Versuchspflanzen waren Zea Mays, die

wegen der schon im jugendlichen Zustande sich sehr scharf voneinander abhebenden Gewebe ihrer Wurzeln zu derartigen Versuchen besonders geeignet ist, und unter den Dicotyledonen *Helianthus annus*, Vicia, Pisum und die Cucurbitaceen.

Simon stellte in Bestätigung der Befunde Prantls fest, daß die Wurzeln der Phanerogamen nach Dekapitation die Fähigkeit besitzen, sich zu regenerieren. Der Umfang der Regeneration hängt davon ab, in welcher Entfernung vom ursprünglichen Vegetationspunkt die Operation unternommen wurde. Wird nur $^{1}/_{2}$—$^{3}/_{4}$ mm der Wurzelspitze, also außer Wurzelhaube und Vegetationspunkt nur sehr wenig der an diesen angrenzenden Gewebe des Wurzelzylinders entfernt, so erfolgt — gewöhnlich innerhalb 60—72 Stunden — eine vollkommene Regeneration. An dieser nehmen alle Gewebe des Zentralzylinders teil. Bei Dekapitation von $^{3}/_{4}$—1 mm der Wurzelspitze nimmt die Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders von innen nach außen immer mehr ab. Simon nennt die erste Regenerationsart die direkte, weil alle Gewebe des Zentralzylinders an ihr teilhaben und sie ohne Vermittlung von Callusbildung zustande kommt. Die zweite nennt er die partielle, weil nur ein Teil der Wundfläche an ihrer Entstehung teilnimmt. (Sie ist der Regeneration des Eidechsenschwanzes vergleichbar, bei der auch nur ein Knorpelrohr aus einem Teil der in der Wundfläche vorhandenen Gewebe gebildet wird.) In diesem Falle wird durch Auswachsen des »Pericambiums« und der äußeren Schichten des Zentralzylinders unter Beteiligung der Endodermis ein Ringwall gebildet. Im weiteren Verlauf schließt sich dann die durch die Inaktivität des Pleroms entstandene Lücke und es entsteht ein Vegetationspunkt, der sich von dem durch direkte Regeneration entstandenen nur wenig unterscheidet. Von allen Geweben des Zentralzylinders ist das Pericambium das notwendigste. Unter Pericambium versteht der Autor im Anschluß an Nägeli die zwischen Rinde und Fibrovasalkörper gelegene Zone meristematischen Gewebes, in welcher auch die Anlagen für die Nebenwurzeln entstehen. Wird das Pericambium experimentell zerstört, so entsteht keinerlei Regeneration. Die Potenzen des Pleroms müssen also vom Pericambium aus aktiviert werden. Eine sehr interessante Beobachtung Simons ist folgende. Wird der Schnitt sehr weit vom ursprünglichen Vegetationspunkt entfernt geführt, also dort, wo die Regenerationsfähigkeit des Zentralzylinders ihre äußerste Grenze erreicht hat, so bilden sich oft mehrere Vegetationspunkte. In dieser Gegend ist die Kontinuität des Pericambiums offenbar unterbrochen, sei es durch Erlöschen der Teilungsfähigkeit einzelner Partien desselben, sei es durch Absterben gewisser Strecken durch äußere Eingriffe. Durch experimentelle Abtötung einzelner Zellkomplexe des Pericambiums konnte dasselbe Resultat erzielt werden. Die getrennt auftretenden Anlagen pflegen übrigens die Tendenz zu haben, sich in frühen Stadien noch zu einem

einheitlichen Vegetationspunkte wieder zu vereinigen. Wird noch weiter höher, also 1—3 mm dekapitiert, so erfolgt keinerlei Regeneration, sondern nur reproduktives Auswachsen von Nebenwurzeln.

Simon untersuchte dann noch, wie vor ihm auch Prantl und Lopriore, den Verlauf des Regenerationsprozesses bei der Spaltung von Wurzeln. Hier tritt die stufenweise Abnahme der Regenerationspotenzen des Pleroms am deutlichsten zutage. Nur in der Nähe (bis 0,75 mm) des ursprünglichen Vegetationspunktes, wo also die Ausdifferenzierung noch keine großen Fortschritte gemacht hat, kommt es zur vollkommenen Regeneration der Spalthälften, weiter basalwärts ($^3/_4$—1 mm) tritt nur eine partielle Regeneration auf, die jedoch hier im Gegensatz zu der partiellen Regeneration bei der Dekapitation, nicht zu einem vollkommenen Ersatz des Verlorenen, sondern nur zu einer Epidermis und Rindengewebe erzeugenden Callusbildung führt. Noch weiter basalwärts bildet sich über den Wundrändern nur ein oberflächlicher Wundkork.

Simon versucht den Regenerationsverlauf im Anschluß an Driesch (Org. Regulationen) in verschiedene Phasen zu zerlegen. Während Driesch jedoch nur zwei Phasen (Anlage und Ausgestaltung) unterscheidet, glaubt Simon drei Phasen unterscheiden zu müssen. Erstens die *Reaktionszeit*, während welcher sich all die inneren Vorgänge in den Zellen abspielen, mit denen die Pflanze auf die Störungen zu reagieren pflegt und die zum Zweck die Auslösung der Regulationen haben. Sie nimmt in der Regel einen Tag in Anspruch. Die *zweite* Phase ist die, in welcher das Regenerationsgeschehen *eingeleitet* wird. Sie wird charakterisiert durch das Auftreten von *Längsteilungen* im Pericambium. Alle übrigen zu dieser Zeit in anderen Geweben auftretenden Teilungen sind untergeordneter Natur. Ihre Dauer beträgt nur einige Stunden.

Sie ist scharf von der dritten Phase, der eigentlichen *Ausgestaltung*, geschieden, in welcher sich ein neues Meristem und aus diesem direkt der neue Vegetationspunkt mit Wurzelhaube bildet.

Über die Bedingungen der Regeneration ermittelte Simon, daß es dieselben sind, wie die für das normale Wachstum. Eine Ausnahme davon macht nur die Regeneration in schwachem — $^3/_4$ % — Ätherwasser, die hier in der normalen Zeit erfolgt, während das Wachstum durch das gleiche Medium stark behindert wird.

An den Wurzeln von Farnen, deren Vegetationspunkt aus einer *einzigen* dreiseitigen Zelle besteht, gelang es Simon nicht, nach Entfernung dieser Zelle, Regeneration auszulösen. Ebensowenig ist dies trotz wiederholter Versuche Nemeç gelungen. Nemeç hat die Resultate von Simon im übrigen vollständig bestätigt und durch eine Reihe hochinteressanter Versuche weiter ausgebaut. Wir werden diese Versuche hier etwas besprechen. Die Ähnlichkeit mit den Ergebnissen tierischer Regeneration ist ganz außerordentlich auffällig.

Außer der einfachen queren Dekapitation der Wurzelspitze schnitt Nemeç die Wurzelspitze auch schräg ab. In diesen Fällen wird die Regeneration auf die distalste Spitze der Schnittfläche lokalisiert, genau wie das bei *Bipalium kewense* (Fig. 18) und *Planaria lugubris* (Fig. 19) der Fall ist. Geschieht die Dekapitation vermittels zweier Schrägschnitte von unten nach oben, so läßt sich eine Gabelung der Wurzelspitze herbeiführen, gerade, wie wenn man den Kopf von Planaria in gleicher Weise abschneidet.

Besonders interessant sind die Beobachtungen Nemeçs darüber, daß man nicht nur durch Dekapitation, sondern auch durch seitliche Verwundungen (natürlich nur innerhalb der regenerationspotenten Zone) Regenerationsgeschehen auslösen kann. Hier sind die Analogien zwischen pflanzlicher und tierischer Regeneration besonders groß. Ich verweise auf die Befunde bei Hydren, Planarien, dem Eidechsen- und Kaulquappenschwanz usw. Bei seitlichen Verwundungen muß die Wunde eine gewisse Größe haben, sonst verheilt sie, daher müssen Querschnitte tiefer ins Plerom (bis über die Mitte desselben) einschneiden als Schrägschnitte. Eine Regenerationsart, die direkt an die Morpholaxis bei Tieren erinnert, ist die von Nemeç sogenannte interkalare Regeneration bei Vicia faba. Sie kommt dadurch zustande, daß die Wurzel durch einen schräg von oben geführten, genügend tiefen Einschnitt verwundet wird. Es differenziert sich dann die provisorische Wurzelhaube und das neue Transversalmeristem[1]) nicht an der Schnittfläche, sondern innerhalb der intakten Wurzelhälfte im Wurzelmeristem.

Gerade wie beim Eidechsenschwanz durch mehrfache seitliche Verletzungen die Regeneration von mehreren neuen Schwänzen angeregt werden kann, gelingt es auch, die Wurzel durch mehrere seitliche Einschnitte zur Regeneration mehrerer Spitzen zu veranlassen. Bei dieser Art der Verletzung hat Nemeç indessen eine Reihe von Bedingungen ermittelt, unter denen die Mehrfachbildung unterbleibt. Erstens müssen die Verwundungen von entgegengesetzten Seiten geschehen. Werden zwei oder mehrere Querschnitte auf derselben Seite übereinander angebracht, so bildet sich immer nur ein Regenerat. Zweitens müssen beide Einschnitte gleich tief sein, sonst regeneriert nur eine neue Wurzelspitze von der größeren Schnittfläche, die Regeneration an der kleineren wird gehemmt. Drittens müssen sich beide Schnitte in der Zone der direkten Regeneration (Simon) befinden; verläuft der obere Schnitt in der Zone der partiellen Regeneration, so muß er fast das ganze Plerom durchtrennt haben, wenn sich an ihm ein Regenerat

---

[1]) Transversalmeristem nennt Nemeç die auf der Grenze zwischen Wurzelhaube und Wurzelkörper befindliche Querzone von Initialen, Zellen mit unbeschränkter Teilungsfähigkeit, die Haube und Körper gemeinsam sind und nach beiden Seiten Zellreihen abgeben.

bilden soll, geht er weniger tief, so wird die partielle Regeneration durch die direkte gehemmt.

Werden Wurzeln dekapitiert und gespalten, so verwachsen die Spalthälften nie nachträglich, wie das auch Simon im Gegensatz zu Lopriore festgestellt hat. Die Ursache davon sind offenbar die sogenannten traumotropen Krümmungen, die zuerst von Fr. Darwin entdeckt und dann von Sachs, Spalding, Pfeffer, Lopriore, Nemeç u. a. näher beschrieben worden sind. Es findet bei einseitigen Verletzungen einer Wurzel oder eines Stengels eine derartige Krümmung statt, daß die Wunde auf der konvexen Seite der Krümmung zu liegen kommt. Bei Längsspaltungen gesellen sich hierzu noch Torsionen (Lopriore). Aus ähnlichen Gründen unterbleibt nach meinen eigenen Beobachtungen die Verheilung von Längsspaltungen von Seesternarmen. Der letzte Grund dieser Krümmungen wird meiner Meinung nach in einem durch die Verwundung gesetzten Unterschied in der Gewebespannung der verletzten Teile zu suchen sein. Wenn dann nach einiger Zeit die Krümmungen nachlassen, sind die seitlichen Regenerations-, bzw. Wundheilungsprozesse schon zu weit vorgeschritten, als daß Verwachsung erfolgen könnte. Dekapitation mit nachfolgender Längsteilung unterscheidet sich in ihren Folgen nicht von einfacher Längsteilung und einfacher Dekapitation. Wird dagegen eine Wurzel dekapitiert und dicht oberhalb der Schnittfläche seitlich verwundet, so kann der Regenerationsvorgang an der Dekapitationsschnittfläche ganz oder teilweise — je nach der Tiefe des Einschnittes — gehemmt werden. Ist der obere Einschnitt nicht sehr tief, so wird der Regenerationsvorgang auf die unverletzte Seite hinübergeschoben, ist er sehr tief, so unterbleibt die Regeneration gänzlich — wahrscheinlich liegt hier eine Behinderung der Ernährung vor. Vier Wurzelspitzen können durch Längsspaltung der Wurzel mit nachfolgender seitlicher Verletzung der Spalthälften erzeugt werden.

Der **Stengel.** Regeneration nach Stengeldekapitation ist bis jetzt nicht beobachtet worden, wenn man von einem von Beyerinck gelegentlich mitgeteiltem Falle absieht, wo nach querer Abtrennung einer Knospe von *Salix amygdalina* dieselbe regeneriert sein soll. Es ist indessen nach Lopriore zweifelhaft, ob es sich hier nicht um das Austreiben einer in der Anlage bereits vorhandenen Axillarknospe handelt. Seitliche Regeneration nach Spaltung des Stengels ist von Lopriore bei einer großen Zahl von den verschiedensten Familien angehörigen Pflanzen beobachtet wurden. Die Vollständigkeit der Regeneration hängt von der Zeit der Operation ab. Wird bei *Helianthus* der Schnitt vor Anlage des endständigen Köpfchens angelegt, so regenerieren beide Stengelhälften sich zu normalen vollpotenten Vegetationspunkten. Wird nach Anlage des Köpfchens operiert, so ist die Regeneration eine mehr oder weniger unvollständige. Der Verlauf des Regenerations-

prozesses ist der, daß zuerst die beiden Wundränder sich über die Wundfläche herüberkrümmen, so daß eine Rinne gebildet wird. Diese Rinne wird dann vom Wundgewebe ausgefüllt, das sich zuerst vom normalen Gewebe durch die Anordnung seiner Elemente und Verdickung der Zellwände nicht unwesentlich unterscheidet. Im weiteren Verlauf des Prozesses verschwinden diese Unterschiede mehr und mehr, bis schließlich Charakter und Anordnung der Elemente vom Normalen nicht mehr zu unterscheiden ist. Ganz genau wie bei der Wurzelspitze nimmt auch die Regenerationsfähigkeit des Stengels von der Spitze basalwärts und in den unteren Teilen der Spitze von außen nach innen zu ab.

Lopriores Befunde sind von Peters nachgeprüft und im großen und ganzen bestätigt worden. Peters hat dann noch das Verhalten der Spalthälften bei ungleicher Teilung untersucht. Der Hauptunterschied ist der, daß die dünnere Spalthälfte im allgemeinen langsamer wächst als die dickere.

Das **Blatt.** Regeneration von Blättern will zum erstenmal Beyerinck beobachtet haben und zwar bei *Brassica oleracea acephala*, deren Stengel sich durch übermäßige Feuchtigkeit selbst gespalten hatten. Lopriore hat die Blattregeneration bei *Acer plataneus*, *Helianthus* u. a. Phanerogamen untersucht, aber niemals eine vollständige Regeneration erzielt, wenn auch die gespaltenen Blätter äußerlich immerhin oft ein annähernd normales Aussehen erreichen. Bei den Phanerogamen, deren Blätter meistens keine embryonalen Elemente in den Spitzen enthalten, ist eben offenbar die echte Regeneration des Blattes infolge des reichlich möglichen Ersatzes durch Knospung unterdrückt. Pischingers Versuche an Pflanzen, bei denen sich nur ein einziges Blatt entwickelt, machen das sehr wahrscheinlich. Schneidet man bei *Streptocarpus Wendlandi* das größere von seinen beiden Keimblättern ab, so wird es regeneriert, wenn man einen Teil des basalen Meristems stehen läßt, ebenso wie bei *Monophyllaea Horsfieldii.*

Bei solchen Blättern dagegen, bei denen die Spitzen lange Zeit embryonal bleiben, ist echte Regeneration möglich und auch beobachtet worden. So bei der Vorläuferspitze von *Asclepiadea (Raciborski)* und bei einem Farnen *Polypodium Heracleum (Goebel).*

Eine Überleitung zu den Erscheinungen der Reproduktion bildet das Verhalten der Blätter von *Cyclamen africanum* und *persicum.* Während sonst im ganzen Pflanzenreich ein entspreiteter Blattstiel abstirbt, hat der Stiel des Primärblattes einiger Cyklamenarten, wie schon seit längerer Zeit (1898) durch Hildebrandt bekannt ist, die Fähigkeit, nach Entfernung der Spreite zwei, selten eine und noch seltener mehr wie zwei neue Blattspreiten zu bilden. Die Bildung dieser Blätter erfolgt nach Winkler (02) stets in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche. Es ist dabei gleichgültig, ob der Schnitt am Spreitenansatz, in der

Mitte des Stieles oder an der Basis des Stieles geführt wird. Bedingung ist, daß das Blatt entfernt wird, sonst unterbleibt jede Regeneration. Nicht der ganze Stielquerschnitt ist regenerationspotent, sondern nur ganz bestimmte in der Stielperipherie gelegene Stellen. Werden diese Stellen an der Regeneration gehindert, so unterbleibt dieselbe. Aber nicht nur durch Abschneiden des Blattes, sondern auch durch Eingipsen oder Überziehen mit Schellack, wodurch die assimilatorischen und transpiratorischen Funktionen derselben ausgeschaltet werden, gelingt, es die erwähnte Ersatzreaktion zu veranlassen. Man wird, da erstens die Bildung des neuen Blattes nicht über der Schnittfläche erfolgt und zweitens die Bildung an ganz bestimmte Partien des Stengels lokalisiert ist, konsequenter Weise denjenigen Forschern Recht geben, welche die Vorgänge bei Cyklamen nicht als echte Regeneration ansehen, sondern als Auswachsen latenter, durch die Anwesenheit des Blattes vordem in ihrer Entwicklung gehemmter Anlagen. Daß die Anwesenheit selbst eines kleinen Teiles der alten Spreite jedes Regenerationsgeschehen sofort unterdrückt, muß dieser Ansicht notwendig zur Stütze gereichen. Damit kommen wir zu der zweiten, im Pflanzenreich viel weiter verbreiteten Ersatzreaktionsart: der Reproduktion.

Die Reproduktion bei den Phanerogamen.

Bahnbrechend auf dem Gebiete der Ersatzreaktionen im Pflanzenreich sind die 1878 begonnenen, außerordentlich fein durchdachten und durchgeführten Experimente Vöchtings. Seine Experimente hat er zuerst an jungen Zweigen der Weide *(Salix viminalis)* ausgeführt. Dieselben wurden entblättert und dann in einem Glaßhafen in möglichst feuchter Atmosphäre aufgehängt. Unter diesen Umständen erzeugten die Stücke neue Schößlinge aus den Achselknospen (Laubknospen) der Blätter und neue Wurzeln, zum Teil aus schon vorhandenen, unter der Rinde verborgenen Wurzelknospen.

Wenn das Stück in vertikaler Richtung mit der Spitze nach oben (Fig. 31, *A*) aufgehängt wird, so bildet sich außerdem nach zwei oder vier Tagen eine kleine Anschwellung (Callus) an dem unteren, d. i. basalen Ende des Stückes. Diese bricht bald auf und bildet gleichfalls neue Wurzeln. War eine Laubknospe am basalen Ende vorhanden, so erscheint die erste Wurzel an dieser Stelle oder dicht unterhalb derselben. Später entwickeln sich dann auch die anderen Wurzeln um diese Zone herum. Die ersten Wurzeln bilden sich also unter diesen Umständen aus präformierten Wurzelanlagen. Die anderen sind, zum Teil wenigstens, neue Adventiv-Wurzeln. Wenn der untere Schnitt durch die unteren Partien eines langen Internodiums geführt wird, so bilden sich Wurzeln in der Regel nur in der Nähe des Schnittendes selbst, und es entwickeln sich keine Wurzeln in der Gegend der ersten

Knospe oberhalb des Schnittes. In sehr vielen Fällen bildet sich, wie gesagt, an dem basalen Schnittende eine Verdickung, der sogenannte Callus, und häufig entwickeln sich dann auch aus diesem eine oder mehrere Wurzeln. Die Richtung, in der diese neuen Wurzeln wachsen, ist verschieden, indem einige sich direkt senkrecht nach unten orientieren, andere mehr oder wenig rechtwinklig zum Stamm.

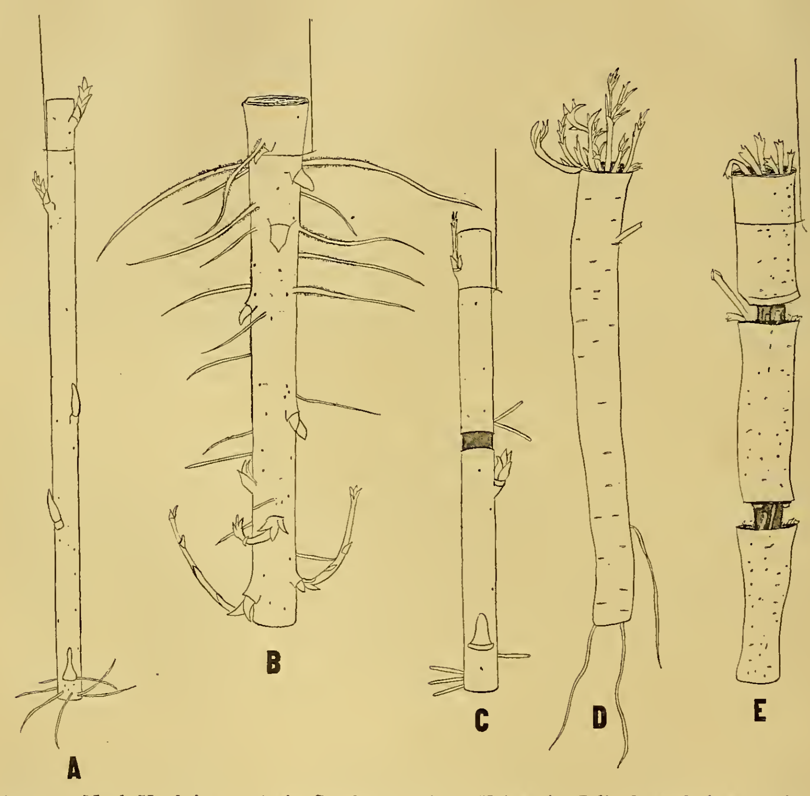


Fig. 31. Nach Vöchting. *A* ein Stück von einer Weide, im Juli abgeschnitten und mit dem Apex nach oben in feuchter Atmosphäre aufgehängt. *B* ein älteres Weidenstück, im März abgeschnitten und mit dem Apex nach unten in feuchter Atmosphäre aufgehängt. *C* Weidenstück mit einem Ringelschnitt in der Mitte, Apex nach unten. *D* Stück von einer Wurzel von *Populus dilatata*, Basalende nach oben. Aus dem basalen Callusgewebe entwickeln sich Schößlinge. *E* dasselbe mit zwei Ringelschnitten. Schößlinge entwickeln sich sowohl aus dem basalen Callusgewebe, als auch aus den basalen Enden jedes durch die Ringe abgeteilten Stückes.

Während diese Veränderungen an der Basis vor sich gehen, haben auch die Laubknospen am apikalen Ende sich zu entwickeln begonnen. Eine, zwei, drei, vier oder selbst fünf der am höchsten liegenden Knospen beginnen auszuwachsen. Ihre Zahl und die Schnelligkeit

ihrer Entwicklung hängt von der Länge des Stückes ab. Die Spitzenknospen entwickeln sich in der Regel am schnellsten, die folgenden mit ihrer Lage nach abnehmender Stärke und Schnelligkeit. Hinter der letzten Knospe, die sich entwickelt, können sich noch ein oder mehrere Knospen finden, die im Ruhezustand verbleiben. Schneidet man das Stück jetzt aber direkt vor diesen Knospen in zwei Teile, so beginnen auch diese auszutreiben.

Diese Befunde zeigen also, daß an der Basis des Stückes dieselben Faktoren, die die Entwicklung präformierter Wurzelanlagen auslösen, auch die Bildung neuer Wurzeln da, wo ursprünglich keine Wurzelanlagen vorhanden sind, bewirken. Die Fähigkeit, Wurzeln zu bilden, sehen wir auf die basalen Partien des Stückes beschränkt. In der apikalen Zone des Stückes werden Adventivbildungen nicht erzeugt, dafür ist hier die Neubildungszone länger, so daß gewöhnlich mehrere präformierte Laubknospen auszuwachsen beginnen. Die Spitzenknospe wächst schneller als die andern. Es zeigt sich also, daß derjenige Faktor, welcher das Wachstum hervorruft, am apikalen Ende am stärksten wirkt, und mit zunehmender Entfernung von demselben immer schwächer wird.

Bringt man ein anderes Stück einer Weide unter dieselben Bedingungen, hängt es aber mit dem basalen Ende nach oben auf, so erhält man ein Resultat, das dem eben beschriebenen in vielen Punkten sehr ähnlich ist. Es bilden sich über der Basis des Stückes, d. i. an dem nunmehr oberen Ende, Wurzeln, während nur die Laubknospen, die nahe dem apikalen, jetzt unteren Ende des Stückes stehen, sich zu entwickeln beginnen.

Die Befunde lehren in erster Linie, daß die Hauptfaktoren, die das Wachstum der neuen Teile bestimmen, innere sind. Wenn aber auch diesen inneren Faktoren die Hauptrolle bei der Regeneration zukommt, da ja in beiden Fällen an der apikalen Schnittfläche Laubknospen und an der basalen Wurzeln gebildet werden, so wäre es doch übereilt, nun daraus zu schließen, daß der Schwerkraft überhaupt kein Einfluß auf die Neubildung zukäme. Andere Experimente zeigen, daß ein solcher Einfluß in der Tat vorhanden ist.

Wenn ein älterer Zweig (8 bis 12 mm im Durchmesser) abgeschnitten und mit der Basis nach oben aufgehängt wird, so ist das Resultat etwas anders als bei jüngeren Zweigen. Die neuen Wurzeln bilden sich dann längs des ganzen Stückes, wie Fig. 31, *B* zeigt; am größten werden sie an der Basis, nach der Spitze zu dagegen immer kleiner.

Es ist bemerkenswert, daß in diesem Fall alle Wurzeln sich aus präformierten Wurzelanlagen entwickeln, und daß nirgends Adventivwurzeln entstehen, nicht einmal an der Basis. Die Laubknospen, die sich bei solchen Stücken entwickeln, stehen nahe der Spitze wie beim vorigen Experiment. Sie krümmen sich, sobald sie zu wachsen beginnen, nach oben. Vergleichen wir die Resultate bei jüngeren und

älteren Zweigen miteinander, so macht es zuerst den Eindruck, als ob die Unterschiede in der Entwicklung durch die größere Menge an Reservematerial bedingt wären, das in den älteren Stücken aufgehäuft ist. Und Vöchting schreibt diesem Faktor auch einen Einfluß auf die Stärke, Länge und Zahl der Wurzeln, die sich entwickeln, zu. Indessen glaubt er, daß die Art ihrer Enstehung und ihre Lokalisation nicht auf diesen Faktor bezogen werden könne. Überdies kann die Entwicklung neuer Wurzeln bei jüngeren Zweigen nur um die Basis herum doch nur sehr schwer mit der Abwesenheit von Nahrungsstoffen erklärt werden. Die Erklärung dafür, daß an einem jüngeren Zweig nur eine kleine Anzahl von Wurzeln erzeugt wird, ist vielmehr die, daß hier die Gewebe weniger hoch spezialisiert und das Stück selbst sich noch auf einem früheren Entwicklungsstadium befindet. Eine andere Erklärung muß aber dafür gefunden werden, daß bei den älteren Zweigen eine so große Zahl von Wurzeln sich entwickelt. Vöchting versucht nun zu zeigen, daß dies zum Teil wenigstens durch den Einfluß der Schwerkraft auf das Stück bewirkt wird.

Vöchting stellt die allgemeine These auf, »daß die Kraft oder das Kräftesystem, welches den polaren Gegensatz am Zweige bedingt, am augenfälligsten und, wie es scheint, am energischsten am ganz jungen Zweige auftritt; daß es dagegen mit zunehmendem Alter der Zweige und wachsender Ausbildung der an diesen erzeugten Sproß- und Wurzelanlagen relativ schwächer wird, insofern als nur die letzteren auswachsen, und dabei eine gewisse Selbständigkeit offenbaren. Es ist klar, daß am jungen Triebe die Wurzeln — natürlich in entsprechend geringerer Zahl und Stärke — an genau denselben Orten neu gebildet werden könnten, an welchen am jährigen Zweige die vorhandenen Anlagen auswachsen; daß dies nicht geschieht, und die Wurzeln am jungen Zweige lediglich an der Basis auftreten, läßt sich nur dadurch erklären, daß die innere Kraft im jungen Zweige energischer wirkt und daß die bei wachsendem Alter der letzteren entstehenden Anlagen in einen gewissen Antagonismus zu ihr treten.« Nichtsdestoweniger lehren Vöchtings Experimente, daß ein gewisser Unterschied zwischen Spitze und Basis auch noch in den ältesten Stücken vorhanden ist.

Eine Reihe von Experimenten ist an Internodialstücken von mehreren Pflanzen ausgeführt worden, um zu sehen, ob neue Knospen gebildet werden, wenn präformierte Anlagen nicht vorhanden sind. Die Experimente sollten ferner darüber Aufschluß geben, ob dieselbe Polarität, die sich bei längeren Stücken manifestierte, auch schon in den einzelnen Internodien vorhanden wäre. Bei den meisten Pflanzen erzeugten Internodialstücke keine neuen Gebilde. Nur bei *Heterocentron diversifolium* erzeugte ein Internodialstück Wurzeln an seiner Basis, ohne Rücksicht auf die polare Orientierung des Stückes (Fig. 32, *C*); Blätter bildeten sich an solchen Stücken nicht. Internodien von *Begonia discolor*

lieferten dagegen gerade das entgegengesetzte Resultat wie Fig. 32, *A*, *B* zeigen. In diesem Falle wurden nur Blätter und zwar an dem Apex des Internodialstückes gebildet (Fig. 32, *A*), selbst wenn derselbe nach unten orientiert war (Fig. 32, *B*). An den Basen dieser Schößlinge können sich dann Wurzeln entwickeln, wie gleichfalls Fig. 32, *B* zeigt. Vöchting schloß also daraus, daß dieselbe Polarität, die das charakteristische Merkmal längerer Stücke ist, auch schon den Internodialstücken zukäme.

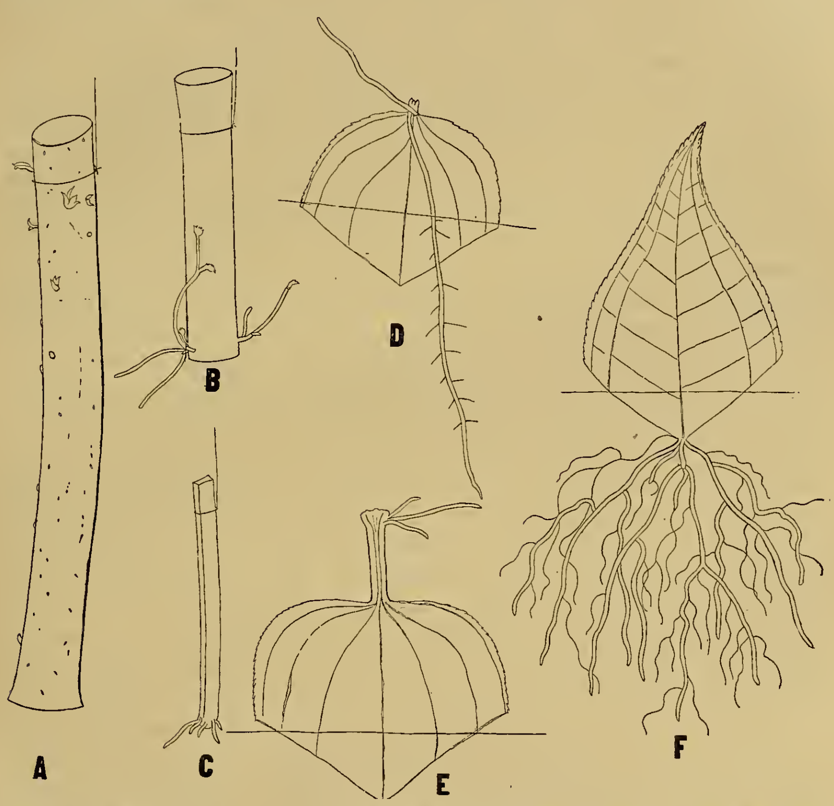


Fig. 32. Nach Vöchting. *A* Internodialstück von *Begonia discolor*. Apex nach oben. *B* dasselbe mit dem Apex nach unten. *C* Internodialstück von *Heterocentron diversifolium*. Apex nach oben. *D*, *E* Blattstücke von *Heterocentron diversifolium*. Apex nach unten. *F* dasselbe mit dem Apex nach oben. *D*, *E*, *F* in die Erde eingepflanzt.

Man braucht gar nicht erst Stücke vollständig vom Stamme abzuschneiden, um an einem Ende Wurzeln, am andern Laubsprossen hervorschießen zu lassen. Legt man an einem Stamm einen sogenannten »Ringelschnitt« an, und zwar so, daß auch das Cambium mit entfernt wird (Fig. 31, *C*), so verhält sich das darüber- und darunter-

liegende Gewebe, unabhängig voneinander so, als ob die beiden Stücke ganz voneinander getrennt worden wären. Dasselbe Resultat kann man auch auf verschiedenen anderen Wegen erreichen, z. B. indem man einfach an einer Seite einen Einschnitt in den Stamm macht, oder indem man einen Teil des Stammes längs aufspaltet (Fig. 33, *C*).

Benutzt man anstatt eines Stückes vom Stamm ein Stück von einer Wurzel zu denselben Experimenten, so erhält man folgendes Resultat:[1]) (Man darf hierbei nicht vergessen, daß bei einer Wurzel das morphologisch Basale nach dem Stamm zu, das morphologisch Apikale der Spitze der Wurzel zu liegt.) Wenn man Stücke von Wurzeln der Pyramidenpappel, *Populus dilatata*, vertikal in einer feuchten Kammer aufhängt, so findet an beiden Schnittenden bald rege Zellneubildung statt, so daß ein Callus gebildet wird. Aus dem basalen Callus entwickelt sich eine große Zahl von Laubknospen. Oft bilden sich, wenn das betreffende Wurzelstück sehr dick war, aus einem einzigen basalen Callus hunderte von Knospen. In manchen Fällen entwickeln sich auch Adventivknospen direkt aus der Rinde der Wurzel, aber immer nur in der Nähe der basalen Schnittfläche. Wurzeln können sich, in geringer Zahl, auch aus dem apikalen Callus entwickeln, manchmal sogar, aber nur selten, aus dem Gewebe in seiner Nachbarschaft. Hängt man ein solches Stück mit dem apikalen Ende nach oben auf, so bleiben die Verhältnisse an ihnen dieselben. Es entstehen Knospen aus der nach unten gerichteten Basis, Wurzeln, manchmal, aus der in entgegengesetztem Sinne gerichteten Spitze.

Auch die Blätter gewisser Pflanzen können, wie längst bekannt, neue Pflanzen bilden. *Begonia*[2]) ist ein für derartige Untersuchungen ganz besonders geeignetes Objekt. Hängt man einen Blattstiel dieser Pflanze in feuchter Atmosphäre auf, so bildet er an seinem basalen Ende Wurzeln. In den meisten Fällen stirbt das entgegengesetzte Ende des Stieles, d. i. dasjenige, das dem Blatt zunächst liegt, ab und verfault langsam, basalwärts fortschreitend. Um die Basis herum direkt über den Wurzeln entwickeln sich dagegen zahlreiche Knospen. Wenn diese neuen Schößlinge eine gewisse Größe erreicht haben, so können sie einige Wurzeln an oder nahe ihrer Basis erzeugen. Wenn man aber einen Teil der Blattspreite an dem Stiele beläßt (Fig. 34, *A*), so entwickeln sich an dem Basalende des Stieles, wie vorher, neue Wurzeln. Dann aber bilden sich neue Knospen an dem Punkt, wo das Blatt dem Stiel aufsitzt, das ist da, wo die Nerven sich vereinigen. Diese Schößlinge bringen jeder seine eigenen Wurzeln nahe ihrer Basis hervor,

---

[1]) Knight erhielt ähnliche Resultate bereits 1809.

[2]) Siehe hierüber auch die äußerst interessanten Untersuchungen von E. Hensen (1881). Vgl. Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen, Abh. der Senkenbergischen naturf. Ges., Bd. 12, und F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern, Jen. Zeitschr., 10. Bd., 1876.

und drittens entstehen auch noch direkt am apikalen Ende des Blattstieles Wurzeln. Schneidet man den Hauptnerven oder einen anderen großen Nerv aus dem Blatt heraus und läßt zu beiden Seiten desselben einen Teil des Blattgewebes stehen (Fig. 34, *B*), so entwickeln sich, wenn man das Stück senkrecht aufhängt, an dem basalen Ende des Stückes Wurzeln und ebendort ein oder mehrere Laubsprossen.

Blätter von *Heterocentron*, an denen man ein Stück vom Stiel gelassen hat, erzeugen längs des Stieles, besonders am basalen Teil, Wurzeln; Laubsprossen aber entwickeln sich selbst nach 5 Monaten nicht (Fig. 34, *C*).

Diese Experimente beweisen also, daß die Blätter nicht dieselbe polare Differenzierung besitzen, wie Stücke vom Stamm und der Wurzel. Vöchting führt aus, daß man das auf zweierlei Art und Weise erklären könne: Der Stamm und die Wurzeln besitzen im allgemeinen ein unbeschränktes Wachstum. Sie haben einen Vegetationspunkt an ihrer Spitze. Das Blatt hat aber nur ein beschränktes Wachstum. Seine Zellen bilden ein Dauergewebe, und daher ist das Blatt nicht imstande, eine neue Pflanze aus seinen distalen Partien zu bilden. Die zweite Möglichkeit wäre folgende: Die Unfähigkeit der distalen Blattteile, Neubildungen zu erzeugen, könnte mit den Symmetrieverhältnissen der betreffenden Organe zusammenhängen. Stengel und Wurzeln sind nach zwei oder mehr Richtungen hin symmetrisch, das Blatt andererseits ist ein flaches Gebilde mit nur einer Symmetrieebene, manchmal sogar ganz ohne eine solche. Wenn nun das Blatt Schößlinge hervorbringen könnte, wie Wurzel und Stamm, so müßte eine Lebenseinheit mit einer einzigen Symmetrieebene (ein Blatt) Gebilde hervorbringen, die nach zwei Richtungen hin symmetrisch sind (Schößlinge und Wurzeln). Etwas derartiges ist aber schon an und für sich so unwahrscheinlich, daß man kaum an diese Möglichkeit zu denken hat.[1])

Später hat Vöchting auch darüber Untersuchungen angestellt, ob auch andere Organe mit beschränktem Wachstum denselben Regenerationsbeschränkungen unterworfen seien wie die Blätter, und er hat in der Tat gefunden, daß Gebilde wie z. B. Dornen, sowohl Wurzeln wie Knospen nur an ihrem Basalende erzeugten, ganz wie die Blätter.

Diese Versuche Vöchtings an höheren Pflanzen lehren, daß die betreffenden Stücke eine angeborene Polarität besitzen. Vöchting nennt

---

[1]) Vöchting macht darauf aufmerksam, daß ein Parallelfall hierzu bei gewissen Koniferen gefunden wird. Bei diesen entspringen von einem vertikalen, multilateralen Hauptstamm Wirtel von Seitenzweigen, welche nur eine Symmetrieebene besitzen. Wenn diese Seitenzweige abgeschnitten und eingepflanzt werden, so bringen sie neue Wurzeln und neue Zweige hervor. Diese letzteren haben jedoch immer den Charakter von Seitenzweigen ganz wie der Mutterast, von dem sie stammen. Sie können niemals einen normalen Hauptstamm hervorbringen. Aber, wenn diese Zweige auch selbst unfähig sind, einen Hauptstamm zu bilden, so besitzt doch der Callus, der sich oft an der Basis des Stückes bildet, die Fähigkeit, einen solchen zu erzeugen.

diese Eigenschaft wohl auch eine innere »Kraft« (er betont indessen ausdrücklich, daß er das Wort »Kraft« nicht etwa im physikalischen Sinne gebrauche). Daraus folgt nun aber nicht, daß äußere Faktoren nicht auch einen gewissen Einfluß auf die Regeneration ausüben können. Indessen ist doch sicher bei solchen Experimenten, bei denen ein Stück frei in feuchter Atmosphäre aufgehängt wurde, die Wirksamkeit äußerer Faktoren so gut wie ganz ausgeschlossen, so daß hier die den Stücken eigentümlichen inneren Tendenzen am klarsten zutage treten. Der Einfluß der äußeren Faktoren wurde von Vöchting in einer Reihe von Experimenten zum Gegenstand eines besonderen Studiums gemacht. Vöchtings Analyse dieses Problems ist nun im höchsten Grade instruktiv. Man lernt daraus, wie in jedem Falle die verschiedensten Faktoren, sowohl innere wie äußere, ineinander greifen, und daß es nur dann möglich ist, die Frage zu lösen, wenn man stets eine ganze Reihe von Experimenten anstellt, und so systematisch die einzelnen Faktoren, einen nach den anderen, herausarbeitet.

Stücke des Stammes einer jungen *Salix viminalis* wurden vertikal in feuchter Luft aufgehängt, und zwar so, daß das untere Ende (etwa $^3/_4$ cm weit) in Wasser tauchte. Man erhält dann dasselbe Resultat, als wenn das untere Ende nicht mit Wasser in Berührung gekommen wäre. An der Basis entstehen Wurzeln, am Apex Laubsprossen, ganz gleich, welches Ende ins Wasser getaucht wird. Wiederholt man dasselbe Experiment in gewöhnlicher Luft, d. h. solcher, die nicht mit Wasser gesättigt ist, so erhält man ein etwas anderes Resultat. Wird der Zweig vertikal, mit dem Apex nach oben, aufgehängt, so bilden sich am basalen Ende, so weit es ins Wasser taucht, Wurzeln, aber keine oberhalb des Wasserspiegels. An den Stellen, an denen, wenn das Stück in feuchter Luft aufgehängt war, sich sonst Wurzeln gebildet hätten, bilden sich kleine Anschwellungen, die aber nicht imstande sind, aufzubrechen. Stellt man nun aber das betreffende Stück in einen Rezipienten mit feuchter Luft, so bilden sich auch aus diesen Anschwellungen Wurzeln. Hier ist es also klar, daß die Trockenheit des Mediums das Aufbrechen der Wurzeln verhindert hat.

Wiederholt man das Experiment so, daß der Zweig in trockener Luft mit dem Apex nach unten aufgehängt wird, so daß also dieser ins Wasser taucht, so entwickeln sich zuerst nur am basalen, in diesem Fall also oberen Ende Wurzelknospen. Am apikalen Ende entstehen unter Wasser gleichfalls manchmal feine, kleine Würzelchen, meist unterbleibt hier aber jegliche Neubildung.

Diese Befunde stimmen in der Hauptsache mit denen überein, bei denen das Stück sich in feuchter Luft befand. Sie beweisen zur Evidenz, daß die Stücke eine innere Polarität besitzen, die den Hauptfaktor bei der Regeneration bildet. Sie zeigen weiterhin, daß die Tendenz solcher Stücke, die mit der Basis im Wasser, sonst aber in trockener

Luft stehen, auch über dem Niveau des Wasserspiegels Wurzeln zu bilden, durch die Trockenheit der Luft unterdrückt wird. Bei Stücken aber, die verkehrt, mit der Basis nach oben, aufgehängt sind, ist die Tendenz Wurzeln zu bilden stark genug, um sich trotz der Lufttrockenheit durchzusetzen. Die Menge an Wasser, die durch die Spitze des Stückes aufgesogen wird, ist also groß genug, um die Entwicklung von Wurzeln trotz der Lufttrockenheit zu ermöglichen.[1])

Noch ein anderer Faktor läßt sich durch Eintauchen des Stückes in Wasser evident machen. Taucht man nämlich ein zu großes Stück unter Wasser, so bilden sich an den tieferen Partien weder Wurzeln, wenn es ein basales, noch Laubknospen, wenn es ein apikales Ende war. Es liegt dies wahrscheinlich an dem Mangel an Sauerstoff im Wasser, wodurch die Knospen am Ausschlagen verhindert werden.

Es kann ferner gezeigt werden, daß auch das Licht einen Einfluß auf die Regeneration hat, und zwar bei einigen Pflanzen einen stärkeren, bei anderen einen schwächeren. Bei einigen Pflanzen bilden sich Wurzeln nur an der Seite des Stammes, die dem Licht weniger ausgesetzt ist. Bei *Lepismium radicans* z. B. bildet die Pflanze Adventivwurzeln auch in trockener Luft, und zwar kann das Stück sowohl an der oberen, wie an der unteren Schnittfläche Wurzeln bilden, je nachdem die eine oder die andere weniger belichtet wurde. Ein Stück dieser Pflanze, das im Dunkel gehalten wird, erzeugt sogar zwei Wurzeln, die eine an der unteren, die andere an der oberen Schnittfläche — eine also entgegen der Schwerkraftswirkung und die andere in Richtung derselben.

Auch bei der Weide, wenn sie in feuchter Luft erzogen wird, entwickeln sich die Wurzeln schneller und werden länger an der Seite, wo das wenigste Licht hinfällt.

Es lehren also, wie bereits gesagt, die Experimente an Stücken von jungen Weidenzweigen nicht sowohl, daß die Schwerkraft kein Faktor bei der Regeneration ist, als vielmehr, daß sie in der Regel durch innere Faktoren überkompensiert wird. Durch eine Reihe anders kombinierter Versuche kann nun gezeigt werden, daß unter Umständen die Schwerkraft sehr wohl einen Einfluß auf die Regeneration haben kann. Es ist klar, daß, um diesen Einfluß nachzuweisen, die Stücke in der verschiedensten Weise zur Senkrechten orientiert werden müssen. Tut man dieses, so erhält man die verschiedensten Befunde, je nach dem Winkel, den die betreffenden Stücke zur Richtung der Schwerkraftswirkung einnehmen. Hängt man ein Stück in feuchter Atmosphäre mit dem apikalen Ende nach oben auf, so wird die Entwicklung von Laubknospen um so mehr auf die oberen Partien des Stückes be-

[1]) Hängt man Stücke einfach in trockener Luft auf, ohne daß die Spitze ins Wasser taucht, so vertrocknet das Stück, ohne neue Bildungen hervorgebracht zu haben.

schränkt werden, je kleiner der Winkel ist, den das betreffende Stück mit der Vertikalen bildet; und umgekehrt, je größer er ist, um so mehr Knospen werden sich längs der gesamten Oberseite des Stammes finden (was übrigens der Entwicklung von Knospen rings um das obere Ende keinen Abbruch tut). Legt man das Stück horizontal, so entwickeln sich Laubknospen nicht nur um das obere Ende herum, sondern der ganzen Länge der Oberseite entlang, am reichlichsten freilich in der Nähe des apikalen Endes.

Sehr ungleichartige Resultate erhält man, wenn man solche Stücke schräg, aber mit dem basalen Ende nach oben aufhängt. Bei den eben beschriebenen Experimenten wirkten Schwerkraft und Polarität in gleichem Sinne, jetzt ist ihre Wirksamkeit die eine der anderen gerade entgegengesetzt. Wenn nun auch die Ergebnisse dieser Experimente sehr unter einander variieren, so geht doch sicherlich so viel aus ihnen hervor, daß der Einfluß der Schwerkraft weit weniger wirksam ist, als der der inneren Polarität; ja der Einfluß der letzteren überwiegt so sehr, daß die Schwerewirkung daneben kaum zur Geltung kommt.

Die Wurzeln reagieren weit weniger ausgesprochen auf die Schwerkraft als die Laubknospen, immerhin hat Vöchting gefunden, daß die respektive Richtung, in der sie sich entwickeln, je nach der Stellung des Stückes zur Vertikalen variiert.

In den eben beschriebenen Fällen waren die Anlagen von Laub- und Wurzelknospen wahrscheinlich meistenteils schon vorhanden und wurden von der Schwerkraft nur zur Entwicklung angeregt. In anderen Fällen, z. B. bei Heterocentron, kann man zeigen, daß die Schwere auch die gänzlich neue Bildung solcher Knospen hervorrufen kann. Schneidet man Stücke vom Ende eines Zweiges, die den Vegetationspunkt mit enthalten, ab und hängt sie mit der Spitze nach oben auf, so bilden sie Wurzeln nur an ihrem basalen Ende; hängt man sie aber mit der Basis nach oben (Fig. 33, *A*), so entwickeln sich häufig nicht nur an der Basis, sondern auch aus der Rinde längs des ganzen Stammes Wurzeln. Sie bilden sich also nicht nur an den Knoten, wo präformierte Anlagen eventuell vorhanden sein könnten, sondern auch an den Internodien, wo solche sicherlich fehlen.

Legt man Stücke von Heterocentron horizontal, so bilden sie einen Kreis von Wurzeln rings um die Basis, in manchen Fällen können sich auch längs der ganzen Unterseite des Stückes Wurzeln bilden, und zwar sowohl an den Nodien, wie an den Internodien. Von denen an der Basis sind oft die an der Unterseite liegenden länger als die andern.

Vöchting hat fernerhin die Regenerationsvorgänge an horizontal liegenden Wurzelstücken der Pappel und der Ulme studiert. Aus dem Cambium des basalen Endes entwickelt sich ein Callus, und aus diesem sprießt ein dickes Bündel von Schößlingen hervor. Auch am apikalen

Ende kann sich ein weicher Callus bilden, aus dem indessen nur weniger Wurzeln sich entwickeln. In anderen Fällen können sich auch am apikalen Callus, speziell von seinem oberen Rande aus, Laubsprossen entwickeln. Die Resultate sind sehr schwankend, immerhin zeigen sie, daß auch das apikale Ende die Fähigkeit hat, Laubsprossen

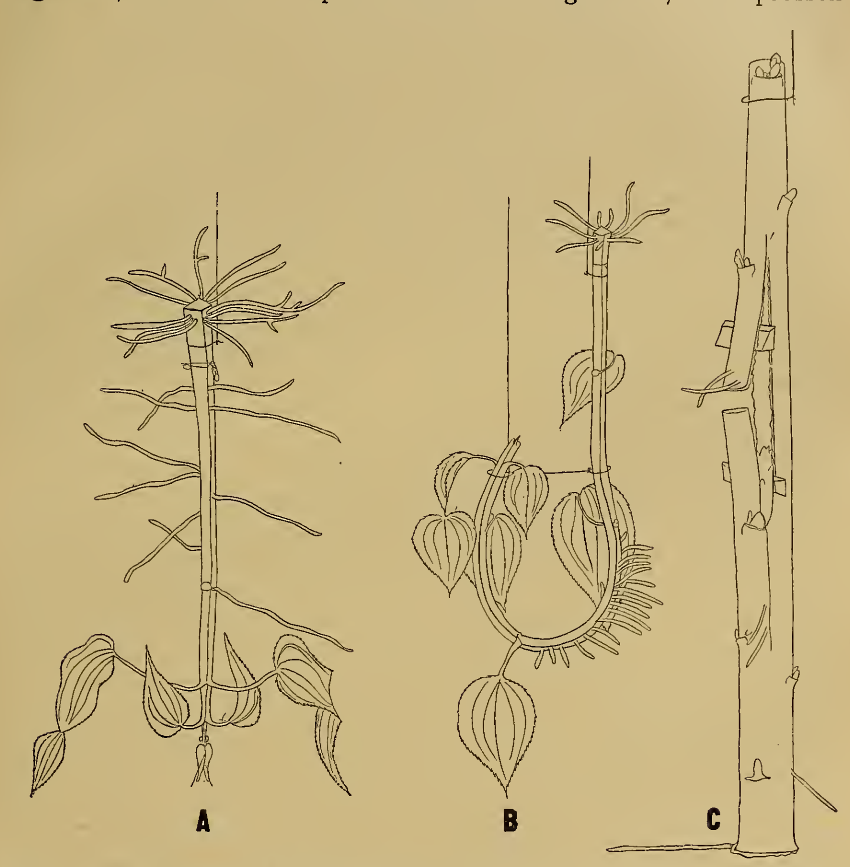


Fig. 33. Nach Vöchting. *A* Spitzenstück von *Heterocentron diversifolium*. Apex nach unten. *B* ein Stück derselben Pflanze zusammengekrümmt und mit der konkaveren Seite nach oben aufgehängt. *C* Stück vom Stamm von *Salix viminaliz*. Apex nach oben. Seitlich sind zwei Stücke längs abgespalten, die mittels Keilen vom Rest des Stammes entfernt gehalten werden.

zu bilden. Es ist sehr merkwürdig, daß Stücke einer Wurzel zwar mit Leichtigkeit neue Laubsprossen produzieren, oft aber gänzlich unfähig sind, neue Wurzeln zu bilden. Und selbst wenn sie es tun, so sind es doch nur immer sehr wenige, die sich am apikalen Callus oder in seiner Umgebung bilden. Es geht indessen kaum an, hier irgend einen Einfluß der Schwerkraft zu vermuten.

Ein weiterer Faktor, der die Lage der Neubildungen bestimmt, ist folgender: Hängt man ein junges, noch in der Wachstumsperiode befindliches Endstück von *Heterocentron diversifolium* mittels zwei Fäden horizontal auf, so krümmen sich die beiden Enden nach aufwärts, das Stück besitzt also negativen Geotropismus. Die neuen Wurzeln entwickeln sich an der Basis des Stückes und an der konvexen Seite der gekrümmten Partie des Stammes, wie das Fig. 33, *B* zeigt. Dasselbe Resultat erhält man, wenn man einen solchen Zweig künstlich zusammenbiegt und dann die beiden Enden zusammenbindet, so daß er in dieser Lage verbleibt. Hängt man ein solches Stück nun so in feuchter Luft auf, daß die innere, konkave Seite der Krümmung nach oben sieht, so entwickeln sich Wurzeln an der Basis und am Scheitel der Krümmung, speziell an der unteren Seite, und zwar sowohl an den Nodien, wie an den Internodien. Hängt man jetzt, um den Einfluß der Schwerkraft zu prüfen, ein anderes Stück so auf, daß die äußere konvexe Seite nach oben schaut, so bilden sich an vielen Stücken Wurzeln nur an der Basis, manchmal allerdings auch am Krümmungsscheitel, indessen immer viel weniger als beim vorigen Versuch. Die meisten Wurzeln bilden sich an der unteren Seite des Bogens und nur wenige an der oberen. Es ist klar, daß hier auch die Schwerkraft eine Rolle spielt. Laubknospen entstehen bei den Stücken, die mit der konkaven Seite nach oben gerichtet sind, nur in der Nähe der Spitze; selten nur bildet sich eine oder die andere an den unteren Partien des basalen Schenkels. Bei Stücken, die mit der konkaven Seite nach unten gerichtet sind, erscheinen die Laubknospen meistens nur an der Spitze, manchmal allerdings auch an den oberen Partien des basalen Schenkels. Dies Resultat muß auf zwei Faktoren zurückgeführt werden, einmal auf die Schwere und dann auf eine innere »Kraft«, die man sich als das Resultat von gewissen, rein mechanischen Veränderungen in den Geweben der gekrümmten Partie des Stückes vorstellen muß. »Das Plasma strömt nach dieser Gegend hin und so findet dort leichter Neuentwicklung statt.« Vöchting gibt indessen zu, daß diese Annahme den morphologischen Charakter des Regenerats nicht erklärt, sondern daß hierfür andere Ursachen gesucht werden müssen. Ich glaube, daß sich für diese Befunde eine einfachere Erklärung finden läßt, wenn man sie als direkte Folge der Krümmung selbst auffaßt. Dadurch, daß durch die Krümmung die Spannungsverhältnisse der Gewebe gestört werden, verhalten sich die beiden Schenkel des Stückes so, als ob sie voneinander getrennt worden wären. Diese Idee soll in einem späteren Kapitel noch weiter entwickelt werden.

Gegen die allgemeinen Schlußfolgerungen Vöchtings, so weit sie die inneren Faktoren betreffen, welche die Regeneration bei einem Pflanzenstück regulieren, hat Sachs Widerspruch erhoben. Er schreibt,

in seinen ersten Schriften wenigstens,[1]) der inneren Polarität des Stückes nur geringen Einfluß zu, und versucht die Befunde so zu erklären, daß er annimmt, in den Stücken zirkuliere eine Menge ganz bestimmter Substanzen. Je nachdem nun die einen oder die anderen an der betreffenden Schnittfläche aufgehäuft würden, würde der jeweilige Charakter der sich dort entwickelnden Regenerate bestimmt. Sachs glaubt ferner, daß die Schwerkraft so auf diese Substanzen wirke, daß die wurzelbildenden nach unten und die laubsprossenbildenden nach oben strömten. An einem Stammstück würden dadurch die beiden formativen Substanzen an den beiden Enden angehäuft, und bestimmten so den Charakter des jeweiligen Regenerats. Es ist klar, daß die Hypothese von Sachs nicht imstande ist, die Regeneration bei umgekehrt aufgehängten Stücken zu erklären. Sachs nimmt an, daß hierbei sich eine frühere Wirkung der Schwerkraft manifestiere, aus der Zeit her, wo das Stück noch ein Teil des ganzen Baumes gewesen war und in vertikaler Richtung gestanden habe. Er nimmt an, daß die lange Zeit, in der die Schwerkraft so auf das Stück gewirkt habe, seine basiapikale Differenzierung bestimmt habe, so daß dieser alte Einfluß auf das Regenerat wirkt, bevor noch die durch die neue Lage bedingten Umordnungen zustande gekommen sind.

Diese Annahme involviert aber eine ganz andere Vorstellung von der Schwerkraftswirkung als die ursprüngliche, daß die formativen Stoffe in einer ganz bestimmten Richtung strömten. Und überdies ist Vöchting diesem Einwand dadurch begegnet, daß er Zweige der Trauerweide benutzte, deren Zweige gewöhnlich nach abwärts hängen. Wenn die Schwerkraft auf diese abwärtshängenden Zweige in der Weise wirken würde, wie es Sachs ihr zuschreibt, dann müßten wir, wenn Sachs' Ansicht richtig wäre, finden, daß sich an dem apikalen Ende des Stückes Wurzeln und an dem basalen Zweige bildeten, wenn das Stück mit seinem basalen Ende nach oben aufgehängt wird, (d. h. also mit dem Ende, das ursprünglich zunächst dem Stamme gehangen hat). Die Regeneration solcher Stücke zeigt nun aber, daß sie sich genau so verhalten, wie Stücke von Zweigen, die am Baume immer senkrecht orientiert gewesen sind. Aus diesem Grunde kann der Unterschied zwischen Basis und Spitze nur als ein physiologischer, auf einer inneren Polarität beruhender aufgefaßt werden. Daß die Schwerkraft einen gewissen Einfluß auf das Zustandekommen der Regeneration ausübt, ist durch Vöchting und andere hinlänglich bewiesen; das aber ist über allen Zweifel erhaben, daß auch den inneren Faktoren ein gewisser und zwar sehr bedeutender Einfluß zugeschrieben werden muß.[2])

---

[1]) Später in seinen »Vorlesungen« wird der Einfluß der Polarität nicht mehr in dem Maße bestritten.

[2]) Die neuerdings von Klebs (l. c. p. 101—106) in seinen »Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen« gegen Vöchting gemachten Einwände scheinen mir darum

Später hat Sachs in seinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« behauptet, daß eine »innere Disposition« den Strom der wurzelbildenden Substanzen basalwärts und der laubknospenbildenden apikalwärts lenke. So solle also die Polarität der Pflanzen zustande kommen. Aber auch die Schwerkraft hätte bei der Verteilung der beiden organbildenden Substanzen einen gewissen Einfluß. Er hat also zuerst angenommen, daß die Richtung der Strömung die Polarität bestimme, nun dreht er die Sache um und benutzt die Polarität oder »innere Disposition« dazu, um zu erklären, warum die Strömung in ganz bestimmter Richtung stattfinde. Ein circulus vitiosus in optima forma!

Wir finden bei einer ganzen Reihe von Tieren ganz ähnliche potentielle Unterschiede zwischen den beiden Enden des Stückes und wenn wir vom Vorn und Hinten eines Stückes sprechen, so meinen wir das in Hinsicht auf seine Polarität. Worin nun diese Polarität aber eigentlich besteht, das wissen wir nicht, es kann sogar zweifelhaft erscheinen, ob wir ein Recht haben, von Polarität bei Organismen in demselben Sinne als innere Kraft zu sprechen, in dem wir von dem Unterschied zwischen den beiden Polen eines Magneten als Folge einer magnetischen Kraft reden. Die Art von Polarität, die sich bei Tieren und Pflanzen manifestiert, hat jedenfalls nichts mit den sogenannten Kräften zu tun, mit denen der Physiker operiert. Indessen wollen wir die weitere Diskussion dieser Fragen auf ein späteres Kapitel verschieben.

Die eben beschriebenen Beispiele lehren uns also, daß die gewöhnliche Ersatzreaktion bei höheren Pflanzen die ist, daß entweder schon vorhandene Knospen zur Entfaltung gebracht, oder Adventivknospen in der Rinde längs den Seitenflächen des Stammes gebildet werden. Endlich entstehen neue Knospen oft auch aus dem Callusgewebe, das sich an den Schnittenden zu bilden pflegt. Die Wurzeln oder Stengelsprossen, die aus diesen Knospen entspringen, sind aber in der Regel von geringerem Umfange als das Schnittende ist, an dem sie sich entwickeln, auch bildet sich meist aus einem Callus eine größere Anzahl neuer Sprößlinge. Die echte Regeneration über der Wundfläche kommt zwar auch vor, wie wir weiter oben sahen, aber doch in weit geringerem Umfange. In dieser Hinsicht unterscheidet sich die Regeneration höherer Pflanzen wesentlich von der höherer Tiere, bei denen die echte Regeneration über der Gesamtoberfläche der Wunde die Regel ist. Dieser Unterschied hat offenbar seinen Grund in dem verschiedenen Wachstumsmodus von Tieren und Pflanzen, so daß eine Erklärung ihres Wachstumsmodus vielleicht auch eine Erklärung ihres verschiedenen Regenerationsmodus geben würde. Höhere Pflanzen wachsen ja in der Regel so, daß sie einesteils reichlich Achselknospen bilden, andererseits Spitzenwachstum besitzen. Die Regeneration erfolgt nun, wie

---

hinfällig zu sein, weil Vöchting diese Einwände sich ja schon selbst gemacht und bei seinen Schlüssen berücksichtigt hat. (Moszkowski.)

gesagt, am häufigsten mittels solcher präformierter Achselknospen, oder so, daß sich nach der Operation neue Achselknospen bilden.

Es ist häufig behauptet worden, daß höhere Pflanzen deshalb so selten von den Schnittenden aus regenerieren, weil sie seitliche Knospen besitzen. Diese Behauptung involviert die Vorstellung, daß eine Art von Antagonismus zwischen der Bildung einer Regenerationsknospe am Ende und einer solchen an der Seite bestehe. Es mag ja in der Tat die Entfaltung einer latenten Achselknospe an der Seite des Stammes die Tendenz zur Bildung einer Terminalknospe verhindern, wenn eine solche überhaupt vorhanden ist, indessen, wenn wir die präformierten, seitlichen Knospen entfernen, dann bilden sich ja immer wieder neue und keine Terminalknospen. Daß wir nicht gezwungen sind, einen derartigen Antagonismus anzunehmen, geht auch aus den Versuchen Vöchtings an Pappelwurzeln hervor. Bei diesen entwickeln sich Laub- und Wurzelknospen aus dem Callusgewebe über den beiden Schnittenden und ebenso aus der Rinde an den Seitenflächen des Stückes. Wir sehen ferner, daß an Internodialstücken zwar an den Seitenflächen keine neuen Laubknospen entstehen, aber ebensowenig sich neue Terminalknospen am apikalen Ende bilden.

Gegen diese besonders von Goebel verteidigte Theorie, daß das Auswachsen der Seitenknospen allein die Regeneration über den Schnittflächen hemme, spricht folgender einwandsfreier Versuch Simons. Die Wurzelspitze von Zea Mays wurde eingegipst. Dadurch wurde die Bildung von Nebenwurzeln angeregt. Diese neuen Anlagen rücken bis auf eine Entfernung von 3 mm vom Vegetationspunkt vor. Nachdem dies (nach etwa 7 Tagen) geschehen ist, wird die Wurzel entgipst und dekapitiert. Der Regenerationsverlauf steht also vom ersten Moment an unter dem Einfluß der sich mächtig entwickelnden Nebenwurzeln. Trotzdem tritt Regeneration in der normalen Zeit ein.

Eine sehr interessante Beobachtung bei der Ersatzreaktion höherer Pflanzen ist die, daß, wenn sich über den Schnittenden ein Callus bildet, der als neues Vegetationszentrum dient, nicht eine einzige Terminalknospe aus ihm entsteht, sondern eine größere Anzahl voneinander getrennter Knospen. Das Stück ergänzt sich also auch in dem Falle nicht direkt, sondern bringt nur neue Knospen hervor, aus denen sich dann neue Zweige entwickeln. Es ist schwer zu sagen, wie dies zu deuten ist. Es scheint damit zusammenzuhängen, daß bei höheren Pflanzen jede Art von Neubildungen überhaupt gewöhnlich auf dem Umweg über die Knospenbildung erfolgt. Warum das so ist, wissen wir nicht. Wir können höchstens vermuten, daß das embryonale Gewebe nach einer gewissen Zeit aufgebraucht ist und die sehr harten Membranen der Pflanzenzellen die Umdifferenzierung größerer Gewebsareale unmöglich machen. Aus diesem Grunde geht die neue Differenzierung nur von einer kleinen Gruppe gleich hoch differenzierter Zellen

aus, die nahe genug beieinander stehen, um eine Neuorganisierung trotz der Behinderung durch die Zellmembranen zu gestatten.

Sehr wichtige Experimente hat Goebel an den Blättern von Bryophillum ausgeführt. Er hat in erster Linie die Befunde von Wakker bestätigt, daß isolierte Blätter von *Bryophyllum calycinum* selbst keine



Fig. 34. Nach Vöchting. *A* Blattstiel von *Begonia rex* mit einem Teil der Spreite mit der Basis nach oben aufgehängt. *B* ein Stück der Blattspreite derselben Pflanze. *C* Blatt von *Heterocentron diversifolium*. *D* Blattstiel von *Begonia discolor*.

neuen Wurzeln bilden können. — Dagegen können sich aus Adventivknospen, die sich in den Einschnitten des Blattrandes entwickeln, vollständig neue Pflanzen bilden, die demnach natürlich auch Wurzeln besitzen. — Bei einer anderen Bryophyllumart (*B. crenatum*) ist es ihm dagegen gelungen, die Blätter zu veranlassen, auch direkt an ihrer

Stielbasis Wurzeln zu bilden, und zwar dadurch, daß er die Adventivknospen in den Randeinschnitten der Blätter zerstörte. Er deutet dieses Resultat so, daß er der Blattstielbasis zwar die Potenz Wurzeln zu bilden zuschreibt, aber annimmt, daß diese Potenz durch die Entwicklung von Wurzeln aus den blattbürtigen Knospen latent erhalten würde.

In einem Fall sah Goebel an der Stielbasis des Blattes von *Bryophyllum crenatum*, das der blattbürtigen Knospen beraubt war, eine neue Knospe sich bilden. In diesem Falle, ebenso wie in den Fällen, wo sich Wurzeln direkt an dem Blatt bildeten, verstrich übrigens zwischen der Operation und dem Beginn dieser ungewöhnlichen Regenerationsart immer eine geraume Zeit.

Läßt man die Blätter von *Bryophyllum crenatum* an ihrer Mutterpflanze, und macht quer durch die Basis des Blattes tiefe Einschnitte, so beginnen die blattbürtigen Knospen auszuwachsen. Goebel führt dies darauf zurück, daß die Gefäßbündel, in denen das Wasser in das Blatt geschafft und die Eiweißstoffe weggeführt werden, mit durchschnitten worden sind. Schon Wakker hat, wie Goebel bemerkt, darauf hingewiesen, daß die Störungen in der Wasserversorgung es sind, die die geschilderten Veränderungen hervorrufen. Um dies zu prüfen hat Goebel nun eine Reihe von Versuchen angestellt: Diese Versuche stützen sich auf eine Anzahl von Tatsachen, die wir zuerst besprechen müssen. Wenn man ältere Zweige als Stecklinge benützt, so werden keine neuen Wurzeln gebildet, während jüngere Zweige, in gleicher Eigenschaft benützt, dies sehr wohl tun. Davon nun, ob die Stecklinge Wurzeln bilden oder nicht, hängt es ab, ob die blattbürtigen Knospen ausschlagen; bilden sie Wurzeln, so bleiben die blattbürtigen Knospen latent, tun sie es nicht, so bilden sich aus ihnen Dutzende von jungen Laubsprossen. Da nun die Wurzeln diejenigen Organe sind, die das Wasser aufsaugen, so war Wakker auf die Vermutung gekommen, es möchte am Ende der Mangel an Wasser sein, der auf die blattbürtigen Knospen als entwicklungauslösende Ursache wirke. Diesen Schluß hält Goebel aber nicht für zwingend, da bei dieser Versuchsanordnung leicht noch andere Störungen im Organismus der Pflanze gesetzt werden müssen.

Goebel schnitt nun die Spitze und alle sichtbaren Achselknospen eines Exemplars von Bryophyllum ab. Eine zeitlang regenerierte die Pflanze neue Achselknospen, wurden aber auch diese abgeschnitten, und zugleich die größte Mehrzahl der vorhandenen Blätter entfernt, so beginnen die blattbürtigen Knospen der übrigen Blätter sich zu entwickeln. Goebel meint, diesen Befund so deuten zu dürfen, daß durch die Entfernung aller übrigen Vegetationspunkte eine gewaltige Störung in der Zirkulation im Gefäßbündelsystem gesetzt worden ist. Infolge dessen würde nun der ganze Säftestrom auf die wenigen noch vor-

handenen blattbürtigen Knospen abgeleitet und diese dadurch zur Entfaltung getrieben. Für so wertvoll Goebel diesen Befund auch hält, so scheint ihm doch von noch größerer Wichtigkeit die Folgerung aus den oben angeführten Tatsachen zu sein, »daß zwischen den blattbürtigen und den sproßbürtigen Vegetationspunkten (auch denen des Wurzelsystems) eine Beziehung (Korrelation) besteht«. Er kommt also zu dem Resultat: »Das Austreiben der blattbürtigen Knospen wird bedingt durch jede Unterbrechung oder größere Störung der Leitungsbahnen und zwar deshalb, weil dadurch (wenn ein Bild gestattet ist) der in diesen nach den normalen Vegetationspunkten fließende Strom unterbrochen bzw. gehemmt wird, so daß jetzt die nur mit schwacher Anziehung begabten, blattbürtigen Knospen ihn benutzen können. Damit steht keineswegs im Widerspruch die Erfahrung, daß bei Wurzelentwicklung am Steckling das Austreiben der Blattknospen unterbleibt, beim Ausbleiben der Wurzelentwicklung erfolgt. Wenn die Wurzeln sich entwickeln, so ist damit der normale Zustand in den Leitungsbahnen hergestellt und die vorhandenen ‚normalen' Vegetationspunkte wirken wie vorher. Bleibt die Wurzelbildung aus, so ist auch die Sproßspitze in ihrer Entwicklung gestört, kann also nicht (durch ihre Beanspruchung der Leitungsbahnen) das Austreiben der blattbürtigen Knospen verhindern.« Diese ganze Argumentation scheint mir indessen etwas gezwungen zu sein.

Die Entwicklung von blattbürtigen Knospen kann bei Bryophyllum auch durch die Einwirkung von Ätherdämpfen ausgelöst werden. Stellt man kräftige, junge Pflanzen mit Kautschukpapier umwickelt unter eine Glasglocke, unter der Äther verdunstet, so beginnen die blattbürtigen Knospen innerhalb weniger Tage auszutreiben. Indessen war jedenfalls die Äthereinwirkung mit einer Schädigung der Blätter verbunden, da sie nach kurzer Zeit eingingen. Auch noch bei einigen anderen Pflanzen entwickeln sich Adventivknospen auf den Blättern. Es sind dies *Nymphaea stellata*, *Tolmea Menziesi*, *Cardamine pratense*, *Nasturtium officinale*. In allen diesen Fällen kann man gleichfalls die blattbürtigen Knospen durch Entfernung des Spitzenprozesses und der meisten Blätter zum Austreiben bringen. Darüber, ob Ersatzreaktionen der letztbeschriebenen Art zu den einfachen Reproduktionen oder zu den regenerativen Adventivbildungen zu rechnen sind, ist zwischen Goebel und Winkler ein Streit entstanden. Winkler meint, daß »wenn an dem isolierten Blatt von Bryophyllum die vorgebildeten blattrandständigen Knospen austreiben, dies ein Vorgang ist, der dem Austreiben ruhender Achselknospen an isolierten Stengelstücken durchaus entspricht«. In seiner Arbeit über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* versucht Winkler die Phanerogamenblätter je nach ihren Prädilektionsstellen für die Lokalisation von regenerativen Sprossen in zwei bzw. drei Klassen zu teilen. Die erste Klasse — und

ihr gehört die große Mehrzahl an — hat diese Stelle an der Basis des Blattstieles, oder wenn nicht das ganze Blatt verwendet wird, an der durch den Schnitt geschaffenen neuen Basis. Die zweite besitzt eine prädisponierte Stelle an dem Stielpunkt der Blattspreite, das heißt der Stelle, wo die Blattnerven sich vereinigen. Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die von Winkler untersuchte *Torenia*, *Begonia quadricolor* und die *Droseraceen*, wenn man davon absieht, das Austreiben blattrandständiger Knospen als regenerative Bildungen anzusehen. Abgeschnittene isolierte Blätter von *Torenia* bedecken sich sehr bald mit Adventivknospen und zwar wahllos auf der ganzen Blattoberfläche. Manchmal kommt es indessen nicht zur Bildung ganzer Sprossen, sondern nur zur Bildung von Adventivblättern, ähnlich wie das oben bei Cyclamen beschrieben wurde. Die Adventivbildungen entstehen aus Zellen der Blattepidermis, die eigentümlicher Weise vor dem eigentlichen Regenerationsbeginn eine regelrechte Furchung durchzumachen haben. Wurzelbildung ist an diesen Sprossen, wenn sie nicht künstlich vom Mutterblatte getrennt werden, nicht aufgetreten, während die Mutterblätter sich sehr leicht bewurzeln. Auffallend ist, daß diese Adventivsprossen sehr frühzeitig zur Blüten- und Samenbildung schreiten. Da jedoch die von Winkler benutzten Blätter ausnahmslos von blühreifen Pflanzen stammten, so liegen hier vielleicht ähnliche Beziehungen vor, wie Sachs sie bei *Begonia* und Goebel bei *Achimenes* gefunden hat, und die wir weiter unten besprechen wollen.

Während also bei *Torenia* die Adventivknospen sich nicht bewurzeln und mit dem Mutterblatte absterben, bilden die Sprossen von *Drosera capensis*,[1]) dessen Blatt nach Isolierung sich gleichfalls über und über mit Knospen bedeckt, ohne daß irgend welche Beziehungen der Lokalisation dieser Knospen zur Polarität oder irgend einem anderen Faktor zu erkennen wären, sehr reichlich Wurzeln, während das Mutterblatt unbewurzelt bleibt und verfault.

Bei *Begonia* endlich bewurzeln sich sowohl das Mutterblatt als auch die Adventivsprosse.

Gegen einen Teil der Winklerschen Ausführungen wendet sich nun Goebel in einer Arbeit vom Jahre 1904 über die Regeneration bei *Utricularien*. Besonders hält er es nicht für angebracht, zwischen Neubildungen zu unterscheiden, die aus Dauergewebe hervorgehen, und solchen, die aus embryonalem Gewebe entstehen, wo also die Neubildung nur als die Folge der Aktivierung latent gebliebener Anlagen anzusehen ist. Eine Stütze für seine Ansicht findet er darin, daß bei *Utricularia inflata* Adventivsprossen an den typischen Stellen schon

---

[1]) Vgl. auch E. Heinricher, Zur Kenntnis von Drosera, Zeitschrift des Ferdinandeums, III. Folge, 46. Heft, 1902.

auftreten, bevor das Blatt ausgewachsen ist, also embryonales Gewebe sich auch noch an anderen Stellen des Blattes findet. Auch gegen die Art, wie Winkler die Blätter je nach dem Ort, wo sich Adventiva bilden, einteilt, nimmt Goebel Stellung. Erstens ist es ihm gelungen nachzuweisen, daß bei Utriculariaarten, die langandauerndes Spitzenwachstum haben (*U. longifolia* und *U. montana*), die Prädispositionsstelle der Neubildungen die Spitze und nicht die Basis ist, und daß die Regenerationsfähigkeit von oben nach unten immer mehr abnimmt. Zweitens glaubt er beweisen zu können, daß für die Lokalisation der Adventiva, die morphologische Stelle des Blattes von sekundärer Wichtigkeit ist, hauptsächlich dafür in Betracht kommen, »außer dem Alter der Zellen, der Verlauf der Leitbündel und die mehr oder minder ausgiebige Ausstattung eines Gewebes mit Baumaterialien«. Daher sind einmal die Basis, ein anderes Mal die Spitze des Blattes, ein drittes Mal andre Stellen für regenerative Neubildungen bevorzugt. Bei *Pinguicula caudata* und *alpina* ist es die Basis, bei *U. longifolia* und *montana* die Spitze, bei den Wasserutricularien sind es, je nach der Art, die Blattgabeln und der Stiel der Blasen. Bei anderen Blättern scheinen Prädilectionsstellen nicht vorhanden zu sein, so außer bei den von Winkler schon beschriebenen Blättern auch noch bei *U. peltata*. Ob dies diffuse Auftreten von Adventivbildungen eine Regellosigkeit bedeutet, ist noch nicht entschieden. Goebel glaubt dies von vornherein bezweifeln zu müssen. Die Bedeutung der Korrelationsverhältnisse für die Regeneration ist ja eine außerordentlich große und die mannigfaltigen Beziehungen sind ja noch lange nicht hinreichend erforscht. Einen weiteren interessanten Beitrag für das Vorhandensein solcher Korrelationen liefert die Tatsache, daß die Bildung der Adventivknospen bei *U. exoleta* (einer Wasser-Utricularie) auch an festsitzenden Blättern ausgelöst werden kann, indem man sämtliche Sproßvegetationspunkte des Stengelstückes entfernt.

Bereits weiter oben erwähnten wir, daß die Adventiva von *Torenia asiatica*, deren Blätter blühreifen Pflanzen entnommen waren, sehr rasch zur Blütenbildung schreiten. Ähnliche Beziehungen zwischen dem Charakter des Regenerats und der Stelle, wo es entnommen ist, bzw. dem Zustand der Mutterpflanze sind schon länger bekannt.

Sachs hat im Jahre 1893 gefunden, daß an Begoniablättern, die von einer blühenden Pflanze stammten, sich Adventivknospen bildeten, welche sehr bald zu blühen begannen. Nimmt man aber Blätter von einer Pflanze, die noch nicht in Blüte gestanden hatte, so dauert es unverhältnismäßig länger, bis die jungen Pflanzen zu blühen beginnen. Goebel hat dieses Experiment bei *Achimenes Haageana* wiederholt. Er hat gefunden, daß, wenn man Blätter der Blütenregion nimmt, sich aus ihnen Adventivsprossen entwickeln, die weit früher zur Blüte gelangen als die, welche von mehr basalen Blättern stammen (Fig. 35). Die

ersteren bildeten in der Regel außer dem Blütenstand nur ein oder zwei Blätter, die letzteren eine große Zahl.

Sachs erklärt diese Befunde so, daß er annimmt, der blütenbildende Stoff wäre in den Blättern blühreifer Pflanzen schon vorhanden. Dieser Stoff soll dann in den neuen Pflanzen, die sich aus den Adventivsprossen solcher Blätter entwickeln, aktiv werden und so die frühere



Fig. 35. Nach Goebel. *Achimenes Haageana.* Ein Stückchen vom Blatt einer blühenden Pflanze wird in die Erde versenkt. Die an der Basis des Blattstiels regenerierende Pflanze schickt sich sofort zur Blütenbildung an.

Blüte bewirken. Goebel führt dagegen an, daß man diese Befunde auch anders erklären könne. Blätter blühreifer Pflanzen sind in der Regel ärmer an Reservesubstanzen und infolgedessen sind ihre Adventivsprossen schwächer. Eine Schwächung der Gebilde begünstigt aber erfahrungsgemäß die Blütenbildung. Nichtsdestoweniger neigt Goebel der Sachsschen Hypothese der spezifischen oder formativen

Stoffe zu, ohne indessen zu leugnen, daß auch eine gewisse innere »Disposition« oder »Polarität« sich bei der Regeneration manifestiere. Er meint, daß die Ansicht von Sachs uns nur ein allgemeines Bild von dem Geschehen geben könne, wie wir etwa auch von einem elektrischen Strom sprechen, ohne damit mehr zu erreichen, als daß wir eine Gruppe von Tatsachen unter einer anschaulichen Vorstellung zusammenfassen können. Goebel nimmt an, »daß die Erscheinungen der Polarität sich am leichtesten unter einen allgemeinen Gesichtspunkt bringen lassen, wenn wir mit Sachs annehmen, daß die Stoffe, welche zur Bildung der verschiedenen Organe Verwendung finden, verschieden sind. Im normalen Pflanzenleben würden dann sproßbildende Stoffe den Sproßvegetationspunkten zufließen, wurzelbildende dem Wurzelsystem, und demzufolge müssen bei einer Unterbrechung der Strombahnen dann Wurzeln am Wurzelpol, Sprosse am Sproßpol auftreten, während bei den Blättern die Strömungsrichtung der Bildungsstoffe immer nur nach der Sproßachse zugeht, und demgemäß die Neubildungen immer nur an der Basis auftreten.« Folgende Fälle liefern nach Goebel eine Bestätigung dieser Ansicht. Manche monocotylen Pflanzen vermehren sich selten durch Keimpflanzen, weil die unterirdischen, vegetativen Fortpflanzungsorgane, Zwiebeln, Knollen usw. auf die Bildungsstoffe eine stärkere Anziehung ausüben als die befruchteten Samenanlagen.[1]) Lindenmuth hat gezeigt, daß bei abgeschnittenen Blütenschaften sich bei einigen dieser Formen zahlreiche Bulbillen an der Basis bildeten, offenbar, meint Goebel, weil hier die Bildungsstoffe den vegetativen Fortpflanzungsorganen zu, also basalwärts, strömen. Bei *Hyacinthus orientalis* bilden sich dagegen die Bulbillen am apikalen Ende abgeschnittener Blütenschäfte. Bei diesen Pflanzen reifen aber die Samenanlagen normalerweise aus, offenbar findet also hier Stoffwanderung zu den reifenden Samenanlagen, also apikalwärts, statt. Nach Goebels Meinung können also diese Befunde nur auf die Richtung der Strömung zurückgeführt werden, auf das beschränkte oder unbeschränkte Wachstum, wie Vöchting meinte, käme es gar nicht an.

Man kann wohl zugeben, daß diese Befunde in der Tat den Anschein erwecken, als ob die Bulbillen einen so großen Anspruch an die vorhandenen Reservesubstanzen machen, daß zur Entwicklung von Blumen nicht genug übrig bleibt; obwohl selbst das sich noch nicht mit genügender Sicherheit behaupten läßt, weil man sich ja sehr wohl auch noch eine Menge anderer Ursachen vorstellen könnte, welche die Entwicklung von Blumen an diesen Stellen verhindern. Das aber heißt meiner Meinung die natürliche Reihenfolge der Dinge auf den Kopf stellen, wenn man behauptet, daß sich in einigen Fällen die Bulbillen

[1]) Z. B. *Lilium candidum*, *Lachenalia luteola*.

an der Basis und in anderen an der Spitze bilden, weil in einem Falle die formativen Stoffe basalwärts, im anderen apikalwärts strömen. Mir scheint es im Gegenteil viel wahrscheinlicher zu sein, daß diese Stoffe deshalb basalwärts, bzw. apikalwärts strömen, weil sie in diesen Regionen der Pflanze rascher verbraucht werden, als in jeder anderen. Der Strom wird meiner Meinung nach immer nach denjenigen Gegenden gelenkt werden, wo gerade am wenigsten von den in Frage kommenden Substanzen vorhanden ist. Indessen hat diese Anschauungsweise wohl nichts mehr mit der ursprünglichen Hypothese von den organbildenden Stoffen zu tun. Es wird durchaus nicht geleugnet, daß die Anwesenheit von Reservesubstanzen einen gewissen Einfluß auf den Charakter und die Entwicklung der betreffenden Organe ausüben kann. So hat z. B. Vöchting gezeigt, daß, wenn man die Knollen von Kartoffeln entfernt, die Achselknospen besonders der basalen Blätter sich zu knollenähnlichen Gebilden umformen. Wir dürfen freilich hierbei nicht vergessen, daß die Knollen selbst normalerweise von unterirdischen Stolonen gebildet werden, die den Achselknospen homologe Gebilde sind. Ich halte es aber für gänzlich unerlaubt, aus diesen Fällen, wo die Anwesenheit von Reservesubstanzen in gewissen Regionen einen ganz bestimmten Einfluß hat, ganz allgemein auf das Vorhandensein verschiedener organbildender Substanzen für die verschiedenen Organe der Pflanze zu schließen, und gar darauf, daß diese Substanzen in ganz bestimmter Richtung wanderten und so den Charakter des betreffenden Organs bestimmten. Die Wanderung dieser Substanzen innerhalb der Gewebe in ganz bestimmter Richtung bedürfte außerdem ja auch erst wieder einer Spezialerklärung, da Vöchtings Experimente es höchst wahrscheinlich gemacht haben, daß äußere Faktoren hier nicht mit im Spiel sind. Überdies hat Vöchting auch direkt nachgewiesen, daß die Tendenz der Pflanze, Stärke in den Knollen aufzuhäufen, und die Tendenz Knollen zu bilden zwei ganz verschiedene Dinge sind, die in keiner ursächlichen Beziehung zu einander stehen. Auch die Ergebnisse von Winklers Versuchen an Ranken von *Passiflora coerulea* sprechen gegen die Sachs-Goebelsche Hypothese. Die Adventivsprossen der ungeteilten Primärblätter dieser Pflanze gehen nämlich weit später zur Bildung geteilter Folgeblätter über, als es die aus bereits geteilten Folgeblättern regenerierenden Knospen tun. Erstere tragen acht bis neun ungeteilte Primärblätter — ähnlich wie die Keimlinge dieser Pflanze — letztere nur fünf bis sechs. Obwohl also »der Ort, an dem das Blatt an der Mutterpflanze stand, nicht nur Einfluß auf die äußere Form des Blattes, sondern auch auf die Qualität der von diesem regenerierten Sprosse hat«, wird doch hier wohl niemand von der Wirksamkeit organbildender, etwa »folgeblätterbildender« Stoffe reden wollen.

Trotz alledem beansprucht die Hypothese der organbildenden Stoffe,

die von zwei so bedeutenden Botanikern, wie Sachs und Goebel vertreten wird, eine ernsthafte Betrachtung, wenn schon aus keinem anderen Grunde, so doch schon deshalb, weil sie eine neue und außerordentlich einfache Erklärung für eine Menge von Wachstums- und Regenerationsvorgängen zu geben scheint. Wir müssen zwischen spezifischen oder organbildenden Stoffen einerseits, und Bildungsmaterial oder Reservesubstanzen andererseits streng unterscheiden. Unter spezifischen Stoffen versteht man eine ganz besondere Art von Stoffen, die durch ihre Gegenwart in einem Pflanzenteil den Charakter desselben bestimmen. So meint Sachs z. B., daß in gewissen Blättern spezifische Stoffe vorhanden wären, die in die Vegetations- oder Wachstumsregion geschafft würden (welche freilich bis dahin nur Blattgewebe gebildet hat), wodurch dann der Charakter derselben so verändert würde, daß sie auf einmal beginnt, Blüten zu erzeugen. In diesem extremen Sinne bekennt sich Goebel nicht zur Hypothese der organbildenden Stoffe; er spricht vielmehr ganz allgemein nur von Bildungsstoffen. Unter Bildungsstoffen muß man Reservesubstanzen verstehen, die zum Wachstum nötig sind und aus denen jeder neue Teil einer Pflanze aufgebaut werden kann. Die Anwesenheit dieser Substanzen in größerer oder geringerer Menge kann bestimmen, was aus ganz bestimmten Teilen gewisser Pflanzen werden soll, aber darüber hinaus kann ihnen keine Wirksamkeit zugeschrieben werden. Das heißt also: die Anwesenheit einer gewissen Menge von Reservesubstanzen kann bestimmen, was aus einem gegebenen Pflanzenteil regenerieren soll. Es wird aber damit nicht etwa behauptet, daß den verschiedenen Organen verschiedene Arten von Reservesubstanzen entsprächen.

Goebel hat also gezeigt, daß die größere oder kleinere Menge der in einer Pflanze vorhandenen Reservestoffe imstande ist, in gewisser Weise den Charakter des Regenerates zu bestimmen; so werden z. B. bei geringerer Nahrungszufuhr Blüten, bei reichlicherer Blätter gebildet. Dieser Unterschied in der Ernährung dürfte hinreichen, um die geschilderten Experimente von Sachs an Begoniablättern zu erklären, und wenn das der Fall ist, dann sind wir nicht gezwungen, einen ganz bestimmten Blumenbildungsstoff zu supponieren.

Noch ein anderer Einwand wäre hier zu machen, der bisher meiner Meinung nach viel zu wenig Beachtung gefunden hat. Die Produktion von spezifischen Stoffen ist ja selbst erst der Ausdruck von gewissen Vorgängen innerhalb des lebenden Gewebes. Wenn nun die Struktur eines Gewebes so verändert wird, daß sie nicht mehr dieselben Substanzen erzeugt wie früher, so kann es durch denselben Faktor sehr wohl auch zur Erzeugung einer anderen Organart veranlaßt werden. Der Unterschied in der Regeneration zwischen einem der Blütenregion entstammenden Blatt von Begonia und einem basalen kann, denke ich, auf einen gewissen Unterschied in der protoplasmatischen Struktur der beiden Blätter zurückgeführt werden und die Menge an Stärke, die jedes

erzeugt, kann vielleicht eher ein Erkennungsmerkmal für die betreffende Struktur sein, als daß sie der Faktor ist, der diese Struktur bestimmt.

In diesem Zusammenhange müssen wir noch eine andere Frage besprechen. Eine Anzahl von Botanikern behauptet, daß die latenten Sprossen oder Knospen an den Seiten des Stammes bei normalen Pflanzen deshalb sich so lange, wie der Spitzensproß wächst, nicht entfalten können, weil dieser alles Nahrungsmaterial, das in diese Gegend geschafft wird, an sich reißt. Wird der Spitzensproß entfernt, so treiben die Seitenknospen aus, weil sie, wie angenommen wird, jetzt reichlich Nahrungsmaterial erhalten. Ich glaube nicht, daß wir mit einer so einfachen Erklärung auskommen. Schneidet man ein Stück von einer Pflanze ab, entblättert dasselbe und hängt es im Dunkeln auf, so beginnen die Seitenknospen auszutreiben. Da es nun klar ist, daß im Dunkeln keine neue Stärke gebildet werden kann, so muß das Stück also dieselbe Quantität davon besitzen, wie früher, als es noch an der Mutterpflanze saß; und doch reicht die Menge auf einmal aus, um die bis dahin latenten Seitenknospen zur Entfaltung anzuregen. Noch mehr: Zuerst entwickeln sich nur die am meisten apikal gelegenen Knospen. Schneidet man nun aber das Stück in zwei Teile, so treiben die vorher latent gebliebenen apikalen Knospen der basalen Hälfte gleichfalls aus! Wie kann man diese Befunde mit der Behauptung vereinigen, die Reservesubstanzen würden im Spitzensproß aufgestapelt? Oder sollen wir gar annehmen, daß die Strömung in jedem Teilstück immer wieder aufs neue erzeugt wird? Das wäre doch noch weniger wahrscheinlich.

Ich zweifle durchaus nicht daran, daß bei gewissen Pflanzen die absolute Menge an Reservesubstanzen einen gewissen Einfluß auf die Entwicklung latenter Knospen hat. Aber damit ist doch noch lange nicht gesagt, daß, weil dieses unter gewissen Umständen wahr ist, wir deshalb alle Fälle von »Wachstumskorrelation« auf diesem Wege erklären können. Das ist der springende Punkt meiner Argumentation. Also, wie gesagt, daß in gewissen Fällen die Menge des vorhandenen Nahrungsmaterials die Bildung präformierter Knospen auslösen kann, wird in keiner Weise bestritten; was aber nachdrücklichst geleugnet wird, ist die Annahme, daß wir mit Hilfe dieses Faktors z. B. die schnellere Entwicklung der apikalen Knospen von Weidenzweigen oder überhaupt ganz allgemein jedes pflanzliche Regenerationsgeschehen, in welcher Form es auch immer auftreten möge, erklären können. Ich glaube, es gibt eine Menge von Fällen, wo wir weder mit Sachsens organbildenden Stoffen, noch mit Goebels Hypothese von der formativen Wirkung des Bildungsmaterials auskommen. Die Hauptfrage, die Erklärung beansprucht, ist nicht die, warum eine Reihe bis dahin latenter Knospen auszutreiben beginnt, sondern warum sie es in einer ganz bestimmten Ordnung tun, und zweitens warum und wieso es zur Entwicklung von Neubildungen in Gegenden kommt, wo präformierte An-

lagen nicht vorhanden waren, und endlich, welches die Beziehungen dieser Neubildungen zu dem alten Gewebe sind.

Daß sich an isolierten Stengelstücken gewöhnlich die apikalen Knospen zuerst entwickeln, liegt meiner Meinung nach hauptsächlich daran, daß diese von vornherein am größten und also am weitesten entwickelt sind. Sonstige äußeren oder inneren Faktoren kommen, glaube ich, nicht oder wenigstens nicht als ausschlaggebend in Betracht. Bei manchen Pflanzen sind die basalen Knospen weiter entwickelt, und bei einer solchen Pflanze habe ich in einem Fall in der Tat beobachtet, daß an isolierten Stengelstücken die Basalknospen zuerst austrieben. Die zuerst austreibenden Knospen reißen aber alles Nahrungsmaterial an sich und halten dadurch die Entwicklung der übrigen Knospen mehr oder weniger in Schach. In diesem Falle ist also die »Polarität« der Stückes nichts anderes als der Ausdruck davon, daß an einem Ende eines Stengelstückes weiter entwickelte Knospen vorhanden sind als am anderen. Ob dasselbe auch für Wurzelknospen gilt, bleibt noch zu untersuchen.

Goebel führt die Auslösung des Regenerationsgeschehens auf zwei Ursachen zurück: 1. die normale Organisation (im weitesten Sinne) der Pflanzen und 2. den durch die Verwundung gesetzten Reiz. Dies deckt sich vollständig mit meiner eigenen Ansicht. Es wird nur darauf ankommen, wie weit oder wie eng Goebel den Ausdruck »normale Organisation« faßt. Begreift er darunter, daß ein Organismus die Fähigkeit besitzen solle, gewisse Dinge nicht zu tun, weil sie für seine Erhaltung unwichtig sind oder »gar keinen Sinn haben«, so werden wir kaum zusammenkommen können, tut er dies aber nicht, so stimmen wir wahrscheinlich in den meisten Punkten mehr oder weniger überein.

Eine eingehendere Diskussion über meine theoretischen Ansichten über Regeneration, werde ich im XIII. Kapitel geben. Auf dieses sei daher, um Wiederholungen zu vermeiden, auch hier hingewiesen.

Die Reproduktion bei den Kryptogamen.

Vöchting hat fernerhin auch die Regenerationserscheinungen bei den Lebermosen, *Lunularia vulgaris* und *Marchantia polymorpha*, studiert. Schneidet man Querstücke aus dem Thallus von Lunularia heraus, so entwickelt sich am apikalen Ende eines jeden ein Adventivsproß (Fig. 36, *A*, *A*¹). Diese Adventivsprossen bilden sich an den Schnittenden selbst oder doch ganz in ihrer Nähe aus einer Gruppe von Zellen der Mittelrippe, die sich an der Unterfläche des Mutterorgans befinden (Fig. 36, *A*²). Teilt man Thallusstücke parallel zu ihrer Längsachse in zwei gleiche Teile, so erzeugt jedes von den beiden Teilstücken Adventivsprossen und zwar an der Unterseite der zu diesem Stück gehörigen Mittelnervenhälfte. (Fig. 36, *B*¹). Diese Adventivsprossen

stehen entweder hinter der apikalen Querschnittfläche oder neben dem Scheitelende der medianen Längsschnittfläche. Manchmal bilden sich auch zwei Sprossen, einer an jedem der eben bezeichneten Punkte. Stellt man den Versuch so an, daß die längs herausgeschnittenen Stücke keinen Teil des Mittelnerven besitzen, so verläuft der Regenerationsprozeß viel langsamer, als bei solchen Stücken die Mittelnervengewebe besitzen. Indes findet auch in diesen Fällen die Regeneration

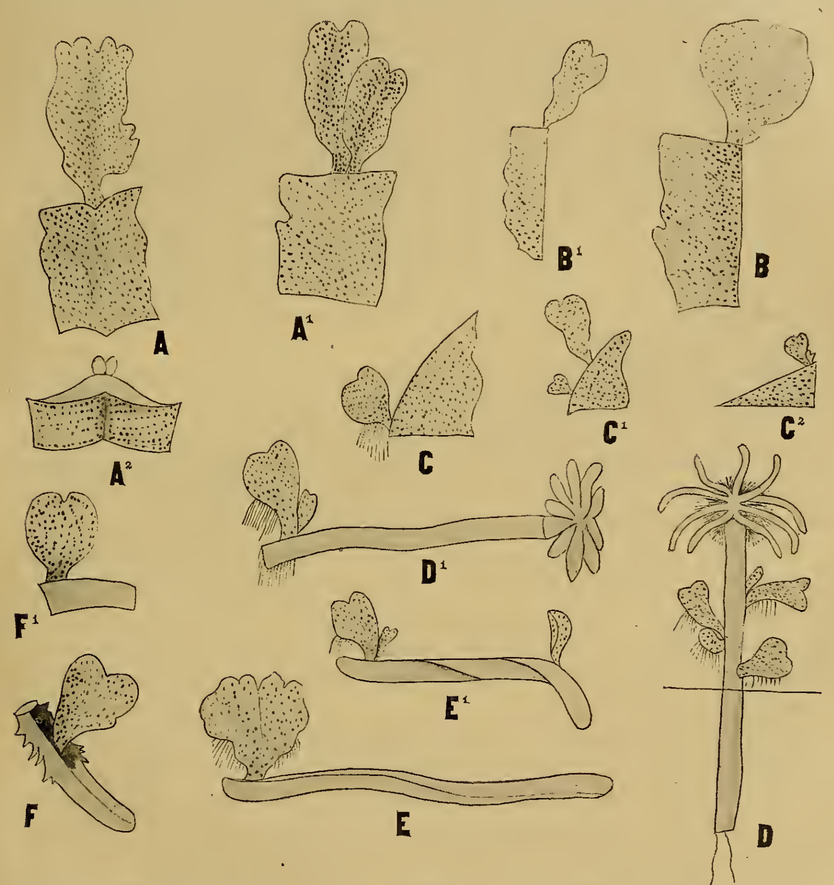


Fig. 36. Nach Vöchting. *A*, *A*1, *A*2 Stücke vom Thallus von *Lunularia vulgaris* am apikalen Ende regenerierend. *B* ein in der Mittellinie gespaltenes Stück vom Thallus. *B*1 ein lateral von der Mittellinie abgespaltenes Thallusstück. *C* ein schräg abgetrenntes Thallusstück (der Schnitt überschreitet die Mittellinie). *C*1, *C*2 dasselbe (der Schnitt erreicht die Mittellinie nicht). *D* Archegon, der Stiel in den Sand gesteckt, bildet oberhalb des Sandes einen neuen Thallus. *D*1 dasselbe, horizontal gelegt, bildet einen Thallus nahe der Basis. *E* dasselbe (der Schirm ist abgeschnitten), Regeneration an der Basis. *E*1 ein torquiertes Stück regeneriert an zwei Stellen. *F* ein Strahl des Schirmes regeneriert an der Basis. *F*1 derselbe mit abgeschnittenem distalen Ende. Regeneration gleichfalls an der Basis.

in der Regel auf der Unterseite, in der Nähe des apikalen Endes der inneren Schnittfläche statt (Fig. 36, *B*). Verwendet man ganz schmale Randpartien des Thallus zu dem Versuch, so verfließt meist eine sehr lange Zeit, bis die Adventivknospen gebildet werden. Dieser Unterschied im Tempo der Entwicklung wird von Vöchting auf den Umstand zurückgeführt, daß die Zellen an der Unterseite des Mittelnerven länger ihren embryonalen Charakter bewahren als die der übrigen Gewebe.

Schneidet man Schrägstücke so heraus, daß das Scheitelende spitz, das Basalende aber breit ist, so entstehen die Adventivsprossen stets an der nach vorn gerichteten Fläche (Fig. 36, *C*, C^1). Enthält das Stück an seiner Basis noch einen Teil des Mittelnerven, so entspringt die Adventivknospe von diesem (Fig. 36, *C*). Besitzt das Stück aber keinen Teil des Mittelnerven, so entspringen die Knospen von den apikalen Partien der vorderen Schnittfläche (Fig. 36, C^1, C^2).

Eine Reihe von Experimenten, die den Zweck hatten, zu prüfen, welchen Einfluß Licht und Schwerkraft auf die Regeneration auszuüben vermöchten, ergaben völlig negative Resultate. Es scheint also, als ob die Regeneration bei diesen Formen von ausschließlich inneren Faktoren geleitet würde.

Halbiert man Thallusstücke parallel zu ihrer Fläche, so bilden beide Hälften Adventivsprossen, und zwar geht die Entwicklung an Stücken der Unterfläche beträchtlich rascher vor sich, als an Stücken der Oberfläche. Erstere besitzt einen so hohen Grad von Regenerationsfähigkeit, daß selbst noch Stücke von nur einem Quadratmillimeter Umfang und darunter Adventivsprossen erzeugen können.

Vöchting wandte dann weiter seine Aufmerksamkeit den Organen mit beschränktem Wachstum zu. Wurde ein Brutbecher von der Laubfläche abgeschnitten und dann entweder ganz oder in zwei, bzw. vier Stücke zerschnitten auf feuchten Sand gelegt, so bildeten sich an den Stücken nach einiger Zeit Adventivknospen, und zwar immer an den basalen Schnittenden. Um nun zu sehen, ob die Entstehung von Sprossen nur an der Basis nicht etwa darauf zurückgeführt werden müßte, daß dort und nur dort eine freie Schnittfläche vorhanden war, schnitt Vöchting bei einigen Exemplaren auch das apikale Ende ab. Aber auch hier, wo doch zwei freie Enden vorhanden waren, bildeten sich die Adventivsprossen immer nur am basalen Ende.

Die Sexualorgane von Marchantia werden von besonderen, aufstrebenden Zweigen des Thallus getragen, die ein beschränktes Wachstum besitzen. Bei den weiblichen Pflanzen entstehen an diesen dann nach der Befruchtung die Sporogone. Die Geschlechtsorgane bestehen aus einem Stiel uud einer Endscheibe; ihrer Endscheiben beraubte Stiele blieben eine geraume Zeit lang untätig, dann aber erschienen an allen Neubildungen, und zwar in der Regel an den basalen Schnittflächen oder doch in ihrer nächsten Nähe (Fig. 36, E^1). Wenn die

Endscheibe an den Stielen belassen wurde, so trat dadurch keine Änderung in dem Regenerationsverlauf ein (Fig. 36, *D*[1]). An gekrümmten Stielen kamen insofern gelegentlich Abweichungen von dem obigen Resultat vor, als die Neubildungen sowohl an der Basis, als auch an der Krümmung erschienen (Fig. 36, *E*[1]). Wurden Stücke des Stieles teils mit dem basalen, teils mit dem apikalen Ende in Sand gesteckt, so erschienen bei diesen die Neubildungen an dem oberen, basalen Ende, bei jenen dagegen unmittelbar über oder in geringer Entfernung von der Erdoberfläche. Stücke, die ihre Endscheiben noch besaßen (Fig. 36, *D*), und die mit der Basis in den Sand gesteckt worden waren, bildeten eine oder auch mehrere Adventivbildungen in gleicher Gegend, manchmal aber auch noch etwas höher am Stiel hinauf. Die im Sand vergrabenen Teile scheinen also unfähig zu sein, Neubildungen zu erzeugen. Statt dessen werden die Adventivknospen an den basalen Teilen des Stieles gebildet und zwar so tief, wie es die Verhältnisse nur eben gestatten.

Schnitt man die Endscheiben — Vöchting benutzte vorzüglich weibliche, die die Form eines neunstrahligen Schirmes haben, da die männlichen aus äußeren Gründen weniger zu Versuchen geeignet erschienen — dicht am Stiel ab, und legte sie auf feuchten Sand, so entstanden Neubildungen erstens an der Stelle, wo der Stiel abgeschnitten worden war; zweitens aber bildeten sie sich auch an der Unterseite der den Schirm zusammensetzenden Strahlen. Und zwar entspringen sie immer an der Unterseite der Strahlen, ganz gleich, ob der Schirm verkehrt oder aufrecht liegt. Auch isolierte Strahlen bilden Adventivknospen an ihrer Basis (Fig. 36, *F*), und selbst wenn bei solchen Strahlen die distale Spitze abgeschnitten wird, so bilden die Adventivknospen trotz der Anwesenheit der zwei freien Schnittflächen sich doch nur an der Basis (Fig. 36, *F*[1]). Diese Resultate stimmen in jeder Beziehung mit den bei Phanerogamen erhaltenen überein. Vöchting nimmt an, daß die Regeneration von Stücken mit terminal beschränktem Wachstum deshalb immer von der Basis ausginge, weil sie in dieser Richtung »offen« sind, während sie »an ihren nach der Peripherie gerichteten Enden sämtlich geschlossen sind«. Mit andern Worten, er faßt diese Art von Gebilden als solche auf, deren physiologisch distales Ende stammwärts orientiert ist. Diese Deutung wird von Goebel durchaus verworfen. Dieser meint vielmehr derartige Befunde lediglich auf die jeweilige Stromrichtung der organbildenden Substanzen oder doch wenigstens des Bildungsmaterials zurückführen zu können. Als Stütze für diese Ansicht führt er aus, daß bei einigen anderen Lebermoosen[1]) die Polarität lange nicht so ausgeprägt sei, wie bei Lunularia, und

[1]) Z. B. *Plagiochila (sp?)*, dessen Thallus nur aus einer einzigen Lage von Zellen besteht.

nach Vöchtings eigenen Angaben auch bei älteren Stücken an Marchantia verwischt würde. In diesem Fall ist die Anziehungskraft des Vegetationspunktes auf die Bildungsstoffe, die er supponiert, eben weniger stark. Bei längeren Stücken kann sich der Einfluß der apikalen Region nicht mehr auf die ganze Länge des Thallus ausdehnen. Damit

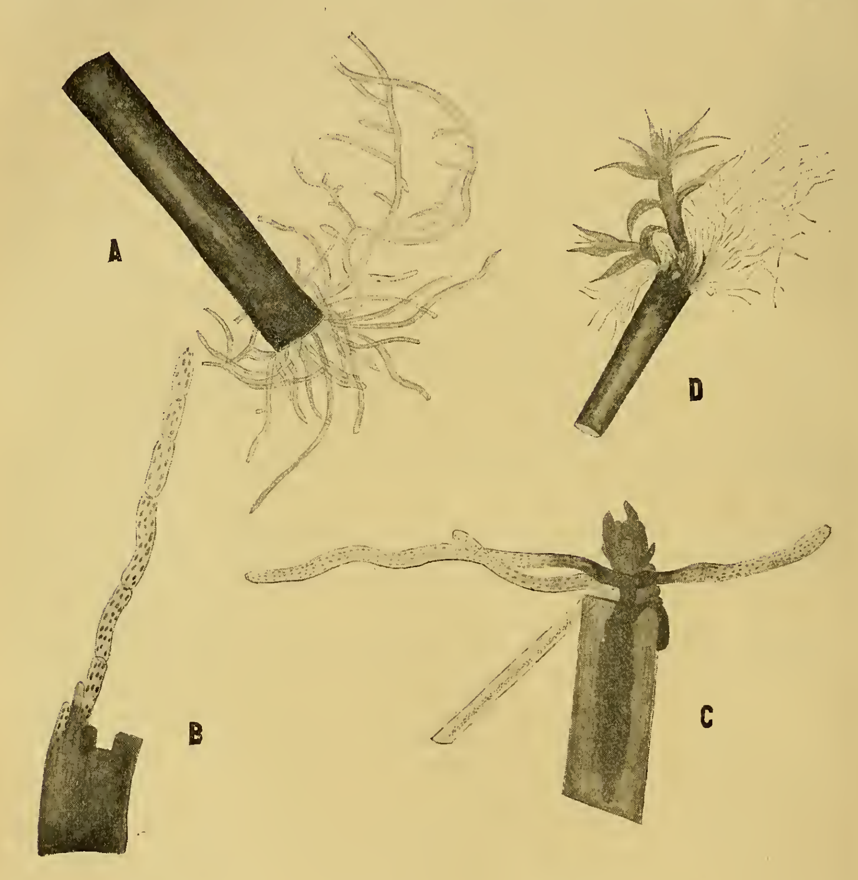


Fig. 37. Nach Pringsheim. *A* ein Stück von der Seta des Sporogons von *Hypnum cupressiforme* im Begriff, Protonemafäden auszusenden. *B* Längsschnitt durch die Seta des Sporogons von *Bryum caespitosum*. *C* dasselbe von *Hypnum cupressiforme*. *D* Stück der Seta von *Hypnum serpens* mit Protonema und daraus entstehenden jungen Moospflänzchen.

stimmt folgender Fall sehr wohl überein: Junge Prothallien von Osmunda bilden keine Adventivsprossen, ältere aber, die länger geworden sind, bilden solche an ihrer Basis, weil diese jetzt nicht mehr von der Spitze aus beeinflußt werden kann, und sich infolgedessen Bildungsmaterial auch an dem basalen Ende aufhäuft. Es sei durchaus zugegeben, daß

Goebels Idee eines von dem Apex oder der apikalen Region ausgehenden Einflusses richtig ist, und daß durch diesen Einfluß die Entfaltung von Adventivsprossen an den basalen Partien gehemmt wird. Alles das aber nur in dem Sinne, daß der aktivere Apex den Überfluß an Material für sich verbraucht, also den ähnlichen Vorgang in den benachbarten Regionen verhindert.

Was die Laubmoose anlangt, so haben Pringsheim und andere gefunden, daß sowohl Stücke vom Stamm, als auch der Stiele der Sporogonien und der Wand der Sporenkapsel neue Pflanzen bilden können (Fig. 37, *A—D*). Es wird allerdings nicht etwa direkt über den Schnittenden eine neue Moospflanze gebildet, es wachsen vielmehr aus denselben erst Protonemafäden hervor und aus diesen bildet sich dann das junge Moospflänzchen in derselben Art wie auch sonst aus Protonemata neue Pflanzen entstehen (Fig. 37, *A*, *B*). Die Protonemafäden nehmen ihren Ursprung von einzelnen Zellen in den mittleren Partien des Stammes. Diese Zellen sind weniger differenziert und reicher an Protoplasma als die übrigen.

Auch die Reproduktionserscheinungen der Gefäßkryptogamen sind in letzter Zeit noch von Goebel zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht worden. Schneidet man ein Farnprothallium durch einen Längsschnitt in zwei Teile, so wird die verloren gegangene Hälfte nicht wieder ergänzt; dagegen verbreitert sich der Vegetationspunkt und bildet an der Schnittseite eine Art Flügel. Schneidet man den Vegetationspunkt, das heißt also das in dem Prothallium enthaltene embryonale Teilungsgewebe, ganz heraus, so bedeckt sich das ganze Prothallium mit Adventivbildungen. Es wachsen also zahlreiche Zellen zu neuen Prothallien aus. Goebel deutet diesen Befund so, daß die Anwesenheit des Vegetationspunktes gewöhnlich die Entfaltung der übrigen Zellen verhindere. Potentia hat jede einzelne Zelle die Fähigkeit ein neues Prothallium zu bilden. An älteren Prothallien verliert der Vegetationspunkt diese hemmende Wirkung, so daß an älteren Individuen spontane Adventivbildung eintritt.

Goebel berichtet noch über eine Anzahl anderer Farne, bei denen gleichfalls spontan, als eine Art Fortpflanzungsmodus, neue Pflänzchen an den apikalen Enden der Blätter gebildet werden, z. B. *Adiantum Edgeworthii* und *Camptosorus rhizophyllus*.

Die Ersatzreaktionen bei den Thallophyten.

Die Thallophyten nehmen eine eigene Stellung im Pflanzenreich ein. Sie nähern sich in ihrem Verhalten bis zu einem gewissen Grade den tierischen Organismen, nehmen gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen beiden ein. Ihr Zellgefüge ist weder so fest geschlossen wie das der höheren Pflanzen, noch sind ihre Elemente so leicht verschieb-

lich wie die der Tiere. Demgemäß kommt in dieser Gruppe echtes Regenerationsgeschehen verhältnismäßig häufig vor. Und zwar um so häufiger, je jünger — ontogenetisch oder phylogenetisch — die untersuchte Pflanze ist. Je weiter die Spezifikation der Gewebe fortschreitet, um so mehr wird die Regenerationsfähigkeit beschränkt. Am schlagendsten zeigt sich das bei den Hutpilzen. Bis zu einer bestimmten Zeit — kurz vor Beginn der Streckungsperiode — findet nach W. Magnus nach Verletzung Regeneration sowohl des Stieles, als auch — wenngleich im geringeren Grade — des Hutes von *Agaricus campestris* (Champignon) statt. Nach dieser Zeit ist der Pilz echter Regeneration nicht mehr fähig. Die Regenerationsunfähigkeit der höheren Pilze von einem gewissen Alter ab, ist wohl der Grund dafür, daß weder Brefeld, noch van Tighem, noch Goebel echte Regeneration bei Hutpilzen beobachten konnten. Dagegen haben sich verschiedene Pilze als außerordentlich reproduktionsfähig erwiesen. Stücke vom Fruchtkörper jeden Alters von *Coprinus stercorarius*, in Nährlösung gebracht, sprossen nach Brefeld zu einem vegetativen Mycel aus, das sofort zur Bildung neuer Fruchtkörper übergeht und annähernd das Gleiche hat Magnus für Agaricus nachgewiesen. Aber auch hier zeigt sich wieder, daß, während in der Jugend die Hyphen des Fruchtkörpers an allen Stellen gleichmäßig zum Austreiben befähigt sind, mit zunehmender Differenzierung des Pilzes Verschiedenheiten an den verschiedenen Stellen auftreten, indem das Austreiben des Hyphen, also die Rückverwandlung in den vegetativen Zustand, nicht überall mit der gleichen Leichtigkeit erfolgen kann. Am besten geeignet Mycelien zu bilden sind nach Magnus immer die Basiszellen des Stiels, verhältnismäßig am schlechtesten die Hyphenzellen der Oberhaut des Hutes. Auch für die Thallophyten gilt natürlich der Satz, daß Reproduktion und Regeneration einander ausschließen, daher mußte Magnus, um Regeneration zu erzielen, vorher die Anlage von Neubildungen am zusammenhängenden Mycel zerstören.

Unter den niederen Pilzen hat Brefeld bei *Mucor mucedo* eine Ersatzreaktion gefunden, die der echten Regeneration zum mindesten sehr nahe steht. Aus einer Zygospore von *Mucor mucedo* entwickelt sich ein Keimschlauch, der an seinem Ende ein einziges Sporangium bildet. Zerstört man diesen Keimschlauch, so bildet sich ein zweiter, zerstört man auch diesen, ein dritter, wobei die Sporangien immer kleiner werden. Selbstverständlich regenerieren die Myxomyceten, die ein einfaches vegetatives Plasmodium besitzen, dieses nach Verletzungen ohne weiteres.

Bei den Algen ist die Regenerationsfähigkeit, wie allgemein bekannt, gleichfalls eine außerordentlich große.[1]) Bei der einzelligen Alge

---

[1]) Literatur bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II und bei Tobler.

Bryopsis ist es Noll und Winkler gelungen, auch die Polarität der isolierten Pflänzchen umzukehren, und aus der Stammspitze eine Wurzel, aus den Wurzelschläuchen eine Stammspitze zu erzielen. Diese Umkehr der Polarität wurde von Noll auf die Wirkung der Schwerkraft zurückgeführt, Winkler wies jedoch nach, daß der formative Faktor nicht die Schwerkraft, sondern das Licht ist.

Miehe isolierte Zellen von *Cladophora* durch Plasmolyse. Die einzelnen Zellen bildeten sofort schlauchförmige Ausstülpungen meistens an ihrer Basis, seltener an der Seitenwand und nur in wenigen ganz vereinzelten Fällen an ihrer apikalen Seite, die zu deutlichen, vielfach gewundenen Rhizomen auswuchsen. Sehr viel später bilden sich dann auch aus den apikalen Zellenden Triebe mit keulenartig angeschwollenen Enden und kerzengradem Wachstum. Ein Austreiben solcher Triebe aus den basalen Zellenden konnte Miehe nie, aus seitlichen Zellwänden nur selten beobachten. Hier zeigt sich also, daß die Polarität des Sprosses im allgemeinen auch die seiner Elemente ist.

Ferner hat auch Tobler noch beobachtet, daß wenn *Dasya elegans*, eine Rotalge, ins Laboratorium gebracht wird, sie in ihre einzelnen Zellkomponenten zerfällt. Es ist dann jede einzelne Zelle befähigt, einen neuen Organismus zu bilden. Ähnliche Fälle von Zerfall in die konstituierenden Elemente sind dann noch bei einzelnen Confervoideen und Oscillarien beobachtet worden.

V. Kapitel.

Regeneration und Ausgesetztheit.

Es ist eine unter den Zoologen weit verbreitete Annahme, daß zwischen der Höhe der Verletzungswahrscheinlichkeit eines Tieres und dem Grade seiner Regenerationsfähigkeit gewisse kausale Beziehungen bestünden. Ebenso sollen bei demselben Tiere diejenigen Organe, welche zufälligen Verletzungen oder feindlichen Angriffen am meisten ausgesetzt sind, dafür auch das größte Regenerationsvermögen besitzen, während dasselbe bei solchen Organen, die gegen derartige Zufälligkeiten mehr oder minder geschützt sind, entweder ganz fehlen solle oder doch wenigstens nur im geringeren Grade vorhanden wäre.

Diese Annahme findet sich nicht nur gelegentlich implicite in vielen Aussprüchen enthalten, sondern wird von manchen Autoren, und zwar zum Teil grade den besten, gradezu als alleingültiger Gesichtspunkt angesehen, ja manche Forscher gehen sogar so weit, die leichte Verletztbarkeit eines Organs direkt für den Besitz von regenerativen Potenzen verantwortlich zu machen. Einige Beispiele mögen dafür zeugen, daß ich nicht etwa übertrieben habe, wenn ich diese Ansicht eine weit verbreitete genannt habe.

Réaumur hat schon 1742 die Ansicht ausgesprochen, daß die Fähigkeit leicht zu regenerieren eine charakteristische Eigenschaft solcher Tiere sei, deren Körper leicht verletzbar sei, oder die, wie der Regenwurm, von zahlreichen Feinden verfolgt würden. Auch Bonnet hat sich (1745) für das Vorhandensein derartiger Beziehungen ausgesprochen. Nach seiner Meinung sind diese Tiere mit zu diesem Zweck latent gebliebenen, embryonalen Anlagen versehen. Und zwar sollten diese Tiere soviel derartiger Anlagen besitzen, als sie während ihres Lebens Verletzungen erleiden könnten. Darwin sagt in seinem Werke: »Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation«: Bei denjenigen Tieren, bei denen, wenn sie in zwei oder mehrere Stücke zerschnitten werden, jedes Fragment das Ganze reproduzieren kann, scheint allerdings die Fähigkeit zu regenerieren jedem einzelnen Partikelchen des Körpers zuzukommen. Andererseits scheint aber auch die

von Prof. Lessona[1]) ausgesprochene Ansicht viel Wahres zu enthalten, daß diese Fähigkeit meistenteils eine lokalisierte und spezielle ist und den Zweck hat, daß solche Teile wieder ersetzt werden, die bei den betreffenden Tieren äußeren Verletzungen am meisten ausgesetzt sind. Das allerauffallendste Beispiel, das zu gunsten dieser Ansicht spricht, ist, daß nach Lessona der Erdsalamander verlorene Teile nicht wieder regenerieren kann, während ein naher Verwandter von ihm, der Wassersalamander, diese Fähigkeit, wie wir eben gesehen haben, im höchsten Maße besitzt; grade dieses Tier ist aber äußeren Verletzungen ganz besonders ausgesetzt, indem ihm sehr häufig die Beine, der Schwanz, die Augen und selbst die Unterkiefer von seinen Kameraden abgebissen werden.«[2])

Lang führt bei Besprechung der großen Zerbrechlichkeit des Eidechsenschwanzes aus, daß diese Eigenschaft dem Tiere von größtem Nutzen sei. Wenn nämlich ein Vogel auf eine Eidechse stößt, so braucht sie nur den Vorderkörper zu verstecken, der Vogel wird sie dann am Schwanz packen, die Eidechse bricht diesen ab und ist gerettet. Deshalb faßt Lang die Zerbrechlichkeit des Eidechsenschwanzes als eine durch Anpassung erworbene, und durch Vererbung fixierte Eigenschaft auf.

Diesem Beispiel wollen wir noch ein anderes, nämlich das Verhalten gewisser Landschnecken auf den Philippineninseln zufügen. Die Art Helikarion lebt auf Bäumen in feuchten Wäldern und zwar meist in großen Scharen beisammen. Die Tiere sind sehr lebhaft und kriechen mit großer Schnelligkeit über die Zweige und Blätter der Bäume hinweg. Semper hat beobachtet, daß alle die verschiedenen Spezies dieser Gruppe, die ihm unter die Hände gekommen sind, eine höchst bemerkenswerte Eigenschaft besitzen. Sowie nämlich der Schwanz (oder Fuß) irgendwie hart angefaßt wird, bricht er dicht unterhalb des Gehäuses ab. Es erfolgen einige konvulsivische Muskelzuckungen, solange, bis der Schwanz abbricht, das Tier fällt dann von dem Baume herab und verbirgt sich unter den den Boden bedeckenden Blättern. Semper hat diese Manipulation oft genug zu seinem eigenen Schmerze erfahren, indem die Tiere sich auf diese Weise ihm, wie anderen Sammlern, entzogen haben. Der Schwanz ist nun der am meisten in die Augen springende Teil des ganzen Körpers, der deshalb nach Semper wohl

[1]) Delage und Giard schreiben Lessona (1869) die Priorität für die Behauptung zu, daß die Regenerationsfähigkeit eine Anpassung an die leichte Verletzbarkeit der betreffenden Tiere wäre. Indessen haben Réaumur bereits 1742 und Bonnet 1745 dieselbe Ansicht ausgesprochen. Überdies wird Delages Auslegung der Ansichten Lessonas, daß dieser die Regenerationsfähigkeit dem Wirken einer »prévoyance de la nature« zugeschrieben hätte, von Lessonas Biographen Camerano (la vita di M. Lessona, Acad. R. d. Torino, 2, XLV, 1896) und von Giard bestritten. (Sur l'Autotomie parasitaire etc., C. rend. des séances de la société de Biologie, Mai 1897.)

[2]) Nach dem Original übersetzt.

auch Gegenstand des ersten Angriffes von Seiten eines Vogels oder Reptils sein wird.[1]) Lang meint, daß in solchen Fällen durch äußere Verhältnisse bei den Tieren eine außerordentlich starke Schmerzempfindung gezüchtet worden ist, so daß dieselben auf einen äußeren Reiz sofort mit freiwilligem Abwerfen des Schwanzes reagieren. Nun wäre ja die Fähigkeit den Schwanz abzuwerfen allein nur von geringem Nutzen für das Tier, wenn es nicht zugleich mit der gesteigerten Empfindlichkeit auch die Fähigkeit, das Verlorene wieder zu ersetzen, erworben hätte. Lang spricht es allerdings nicht direkt aus, daß auch die Regenerationsfähigkeit des Eidechsen- bzw. Schneckenschwanzes, infolge der Ausgesetztheit dieser Organe erworben worden wäre, nur den Mechanismus, mittelst dessen das Abwerfen geschieht, läßt er auf diese Weise entstehen. Andere Autoren haben dagegen Fälle, wie die eben beschriebenen, dazu benutzt, um einen prinzipiellen Zusammenhang zwischen der Ausgesetztheit eines Organs und seiner Regenerationsfähigkeit zu konstruieren.

Auch Weismann hat in seinem Werke »das Keimplasma« einen derartigen Kausalzusammenhang angenommen und diesen Gedanken so konsequent durchgeführt wie kein anderer Autor vor ihm. Wir werden uns deshalb hinsichtlich dieses Problems am zweckmäßigsten mit den Anschauungen dieses Forschers befassen und seine Ausführungen einer sorgfältigen Kritik unterziehen. Folgendes Zitat wird uns am besten über die seiner Theorie zugrunde liegende Idee orientieren:[2])

»Aber auch die Ungleichheit der Regenerationskraft verschiedener Teile derselben Tierart deuten darauf hin, daß Anpassung eine große Rolle bei der Regeneration spielt. Bei dem sonst so wenig zur Regeneration befähigten Proteus wachsen die abgeschnittenen Kiemen rasch wieder nach. Ebenso beschränkt sich bei den Eidechsen das Regenerationsvermögen auf den Schwanz, Extremitäten aber werden nicht regeneriert. Offenbar ist aber der Schwanz der Eidechsen ungleich mehr der Verstümmelung ausgesetzt als die Beine, die letzteren gehen tatsächlich selten verloren, wenn man auch hin und wieder einmal ein Tier mit stummelförmigem Bein findet. Die biologische Bedeutung des Eidechsenschwanzes darf eben darin gefunden werden, daß er das Tier vor völligem Untergang schützt, indem der Verfolger zumeist nach dem langen nachschleppenden Schwanz zielen wird, dabei aber oft das Tier selbst entwischen läßt, weil der festgehaltene Schwanz abbricht. Ist derselbe doch ganz besonders zum Abbrechen eingerichtet, indem, wie Leydig zuerst nachwies, die Schwanzwirbelkörper vom

---

[1]) Warum nun aber ein Vogel, der einige Male einen vergeblichen Angriff auf eine Eidechse oder Schnecke gemacht hat, nicht lernt, die Tiere künftighin mehr von vorn anzugreifen, darüber wird nichts gesagt. Oder ist etwa der Schwanz das einzig Begehrenswerte?

[2]) A. Weismann, »Das Keimplasma«. Verlag von G. Fischer, Jena 1895.

siebenten an mit vorbereiteter Bruchfläche quer durch die Wirbelkörper hindurch versehen sind. Wenn nun das Abbrechen durch eine besondere Vorrichtung und Anpassung vorgesehen ist, so wird es kein allzu kühner Schluß sein, wenn man auch die Regenerationskraft des Schwanzes selbst als eine Anpassung betrachtet, also nicht als den Ausfluß einer unbekannten »Regenerationskraft« des gesamten Tieres, sondern als eine durch Selektion hervorgerufene spezielle Anpassung dieses einen Körperteiles an den häufig eintretenden, gewissermaßen vorgesehenen Verlust des Teiles. Hätte derselbe keine oder nur eine geringe biologische Bedeutung, so würde diese Einrichtung nicht getroffen worden sein, wie sie denn tatsächlich bei den auf gleicher Organisationshöhe stehenden Schlangen und Schildkröten nicht getroffen worden ist. Daß aber die Beine der Eidechsen sich nicht wieder ersetzen, hat, wie ich glaube, seinen Grund darin, daß eine Eidechse bei ihrer enorm raschen Beweglichkeit selten an einem Bein gepackt werden wird.« Dann fährt er fort, indem er all die zahlreichen Experimente über die Regeneration innerer Organe, die in den letzten Jahren angestellt sind, einfach ignoriert und seine Behauptung rein auf die paar dürftigen, nichts beweisenden Experimente an Salamandern, die er selbst ausgeführt hat, basiert: »Es gibt demnach keine allgemeine Regenerationskraft, sondern dieselbe ist bei ein und derselben Tierform abgestuft nach dem Regenerationsbedürfnis des Teiles, das heißt in erster Linie nach der Ausgesetztheit desselben.«[1])

Nachdem er zu diesem Resultat gelangt ist, scheint mir folgender Ausspruch doch wohl einen entschiedenen Widerspruch zu enthalten: »Es fragt sich aber, ob wirklich das Regenerationsvermögen jeglichen Teiles das Resultat besonderer Anpassungsvorgänge ist, ob nicht doch Regeneration als bloßer, gewissermaßen nicht vorgesehener Ausfluß der physischen Beschaffenheit eines Tieres vorkommt. Es liegen Angaben vor, die kaum eine andere Deutung zuzulassen scheinen.« Nachdem er nun ausgeführt hat, daß einige in einem Aquarium zusammengesperrte Salamander sich gegenseitig angegriffen hatten, heißt es weiter: »und mehr wie einmal packte dabei einer den anderen am Unterkiefer und zerrte und biß daran so heftig, daß derselbe abgerissen wäre, wenn ich nicht die Tiere gewaltsam getrennt hätte.«[2]) Dann referiert Weismann die Regeneration des Storch-

[1]) In letzter Zeit hat Weismann gefunden, daß, wenn die Ovarien oder Hoden, oder ein Teil des Eileiters, oder des vas deferens abgeschnitten wurde, keine Regeneration eintrat. Wenn das Unterende einer der beiden Lungen abgeschnitten wurde, so machen mir Weismanns Angaben den Eindruck, als ob doch, in einem Falle wenigstens, eine beschränkte Regeneration eingetreten wäre. Weismann selbst allerdings scheint dieser Deutung nicht beitreten zu wollen.

[2]) Der gesperrte Druck rührt von uns her.

schnabels, um so zu schließen: »Solche Fälle, an deren Genauigkeit kaum zu zweifeln ist, deuten darauf hin, daß die Regenerationsfähigkeit doch nicht allein auf spezieller Anpassung eines bestimmten Organs beruht, sondern daß es auch eine allgemeine Regenerationskraft des ganzen Organismus gibt, die sich bis zu einem gewissen Grade auf viele, vielleicht auf alle Teile bezieht und kraft deren einfachere Organe, auch wenn sie nicht speziell der Regeneration angepaßt sind, doch wieder ersetzt werden können.« Die Verblüffung des Lesers über diesen plötzlichen Umschwung in den Ansichten Weismanns wird kaum durch die allgemeinen Schlußfolgerungen gemindert, die der Autor auf der nächsten Seite ausführt: »Wir werden so zu der Vermutung geführt, es möchte die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Tierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in bezug auf bestimmte, biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch speziell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte.«

In diesem Kapitel der Weismannschen Schrift sind nun eine Reihe von Tatsachen inkorrekt wiedergegeben, ferner ist der Ausdruck stellenweise so oberflächlich und bewegt sich in so allgemeinen Redensarten, daß man manchmal darüber im Zweifel ist, was der Autor eigentlich meint. Aus der Reihe der inkorrekt berichteten Tatsachen, greife ich folgendes Beispiel heraus: Weismann behauptet, daß bei Lumbriculus, wenn er durch einen Längsschnitt in zwei Teile geschnitten wird, die seitlichen Schnittflächen kein Regenerationsvermögen besäßen, und dies wäre, meint er so zu erklären, »daß ein Wurm im Naturzustand niemals der Länge nach zerrissen wird; die Natur brauchte also diesen Fall nicht vorzusehen«. In Wahrheit findet bei Lumbriculus von seitlichen Schnittflächen aus sehr wohl Regeneration statt, und zwar vollständige, wovon jeder, der sich die Mühe machen will das Experiment auszuführen, sich leicht überzeugen kann. Wenn man natürlich das Tier in seiner ganzen Ausdehnung längs spaltet, so gehen die beiden Schnitthälften zugrunde. Auch wenn man ein sehr großes Stück durch einen Längsschnitt entfernt, stirbt der Rest ohne Regeneration ab. Spaltet man aber das Vorderende nur auf eine kurze Strecke, oder schneidet man seitlich nur ein kurzes Stück heraus, so ergänzt sich die zurückbleibende Hälfte durch seitliche Regeneration. Genau so verhält sich auch der Regenwurm.

Als Beweis für die große Oberflächlichkeit im Ausdruck möge folgendes Zitat dienen: »Ein rudimentärer, fast oder ganz bedeutungslos

gewordener Teil wird häufig verstümmelt oder abgerissen werden können, ohne daß daraus Selektionsprozesse hervorgehen, die dessen Regenerationsfähigkeit bezwecken. So ersetzen sich z. B., soviel bekannt ist, die häufig abgebissenen schwachen Beine von Siren oder Proteus nicht, wohl aber die eben so häufig abgefressenen Kiemen derselben Arten und des Axolotl. Letztere sind eben physiologisch wertvolle Organe, erstere nicht. Ebenso regeneriert sich der so häufig verstümmelte Schwanz der Eidechsen, weil derselbe, wie oben gezeigt wurde, ein biologisch wertvolles Organ ist, dessen Fehlen seinen Träger in Nachteil setzt.« Und was den Vorwurf betrifft, er ergehe sich in allgemeinen nichtssagenden Ausdrücken, so möge folgendes Zitat für sich selber sprechen.

»Als drittes Moment endlich, welches bei der Regulierung der Regenerationskraft eines Teiles in Betracht kommt, wird die Kompliziertheit des betreffenden Teiles zu betrachten sein, denn je komplizierter derselbe gebaut ist, um so länger und energischer werden Selektionsprozesse tätig sein müssen, damit der Regenerations-Mechanismus, d. h. die Ausrüstung einer großen Menge verschiedenartiger Zellen mit genau abgestuften und in ihrer Vermehrungskraft regulierten Ersatz-Determinanten hergestellt werde«.

Ohne uns erst lange damit aufhalten zu wollen, die in diesen Sätzen verborgenen Ideen zu entziffern, werden wir vielmehr versuchen, uns einen Einblick in die Gesichtspunkte zu verschaffen, die der Weismannschen Theorie zugrunde liegen. In einer späteren Arbeit (1900), die sich gegen verschiedene Kritiken seiner Ideen richtet, hat er seinen Standpunkt etwas klarer und präziser zum Ausdruck gebracht. Ich will in folgenden Sätzen versuchen den Kern seiner Anschauungen herauszuschälen. Weismann nimmt an, daß die Vorgänge der Regeneration durch Naturzüchtung reguliert werden. So glaubt er, daß diese Fähigkeit zuerst bei niederen Tieren, die äußeren Verletzungen ja ungleich mehr ausgesetzt sind, erworben, dann aber im Verlauf der Phylogenese wieder verloren worden ist, mit Ausnahme von solchen Organen, die einesteils biologisch wichtig, andererseits aber äußeren Verletzungen sehr ausgesetzt sind. Immer wenn Weismann davon spricht, daß die Regenerationsfähigkeit eine Anpassung an die Umgebung ist, müssen wir das so verstehen, daß diese Anpassung das Ergebnis eines Selektionsprozesses ist. Wir müssen nun sehr auf unserer Hut sein, uns nicht durch die Behauptung irreführen zu lassen, daß die Regenerationsfähigkeit deshalb, weil sie für das Tier von Nutzen ist, durch Naturzüchtung erworben sein muß. Es wäre sehr wohl denkbar, daß die Regenerationsfähigkeit eine dem betreffenden Tiere mehr oder weniger nützliche Eigenschaft ist, ohne daß sie oder irgend eine andere nützliche Anpassung gerade durch Selektion erworben sein muß. Wir werden uns daher, um Weismann auf seinem eigenen Terrain be-

kämpfen zu können, ganz genau darüber klar werden müssen, ob die Regeneration mit Hilfe von dem von Darwin aufgestellten Prinzip der Naturzüchtung erklärt werden kann. Auf Weismanns spezielle Hypothesen über den »Mechanismus«, wie er es nennt, durch den die Regeneration ermöglicht wird, brauchen wir uns hier nicht näher einzulassen. Dies wird Gegenstand einer besonderen Untersuchung in einem späteren Kapitel sein.

Wir wollen uns für die Diskussion des eigentlichen Problems, ob die Regenerationsfähigkeit durch Naturzüchtung erworben sein kann, zuerst die tatsächlichen Unterlagen zu verschaffen suchen. Wir werden daher in erster Linie prüfen müssen, welche Befunde für einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Regenerationsfähigkeit eines Organs und seiner Ausgesetztheit sprechen. Im Zusammenhang damit werden wir der Regeneration nach Autotomie gedenken. Hierbei versprechen wir uns äußerst wichtige Daten von einem Vergleich der Regenerationskraft solcher Organe, die auf äußere Reize freiwillig abgeworfen werden können, mit der anderer Organe desselben Tieres. Schließlich werden wir eine vergleichende Betrachtung über den Grad der Regenerationsfähigkeit verschiedener Organe desselben Tieres und dann zwischen den homologen Organen verschiedener Tiere anstellen, die unter gleichen, bzw. ungleichen äußeren Bedingungen leben.

Systematische Untersuchungen über den Grad der Regenerationsfähigkeit der verschiedenen Organe des gleichen Tieres sind nur in sehr beschränkter Zahl ausgeführt worden. Spallanzanis Befunde lehrten, daß diejenigen Salamander, die ihre Vorderbeine regenerieren konnten, die gleiche Fähigkeit auch für die Hinterbeine besaßen. Towle hat in meinem Laboratorium eine Anzahl amerikanischer Molche und Salamander daraufhin untersucht und hat gleichfalls gefunden, daß die Vorder- und Hinterextremitäten derselben Spezies einen gleichen Grad von Regenerationsfähigkeit besitzen. Die Urodelen, welche ihre Extremitäten regenerieren können, erzeugen auch abgeschnittene Schwänze und Kiemen, wo äußere Kiemen vorhanden sind, wieder. Bekannt ist auch, daß Tritonen ihr Auge regenerieren, wenn nur ein Teil desselben weggeschnitten wird. Was die Fische betrifft, so hat Broussonet schon 1786 gefunden, daß sie abgeschnittene Flossen zu regenerieren vermögen, obgleich merkwürdigerweise Fraisse und nach ihm Weismann behaupten, daß Fische nur einen äußerst geringen Grad von Regenerationskraft besitzen. Ich kann Broussonets Angabe nur bestätigen. Eine große Zahl von Fischen, die ich untersucht habe, und die den verschiedensten Arten angehörten, besaßen die Fähigkeit, abgeschnittene Flossen zu regenerieren.[1]) Bei *fundulus heteroclitus* z. B. werden ab-

---

[1]) *Fundulus heteroclitus*, *Stenopus chrysops*, *Decapterus macrella*, *Menticirrhus macrella*, *Carassius auratus*, *Phoxinus funduloides*, *Noturus*-Arten und einige andere.

geschnittene Brust-, Bauch-, Schwanz-, Anal- und Rückenflossen anstandslos regeneriert. Bei den Reptilien können verlorene Extremitäten, nicht wieder ersetzt werden — es sind wenigstens keine derartigen Fälle bekannt —, während der Schwanz der Eidechsen diese Fähigkeit in ziemlich hohem Grade besitzt. Vögel können weder die Schwingen noch die Beine reproduzieren. Dagegen berichtet Fraiße von einem Storch, dem der untere Schnabel abgebrochen und der obere in gleicher Höhe reseciert worden war, und bei dem sowohl der eine wie der andere regenerierte. Ebenso wird von Bordage berichtet, daß die domestizierten Kampfhähne von Mauritius ihren Schnabel regenerieren können. Bei Säugetieren werden weder die Extremitäten, noch die Kiefer, noch der Schwanz regeneriert, während einige innere Organe, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, einen sehr hohen Grad von Regenerationskraft besitzen.

Die beste Gelegenheit, die Regenerationsfähigkeit ähnlicher Organe desselben Tieres mit einander zu vergleichen, bieten uns die Krustaceen, Myriopoden und Insekten, bei denen dieselben äußeren Anhänge in jedem oder doch wenigstens mehreren Segmenten wiederholt werden. Bei den Dekapoden (Garneelen, Langusten, Flußkrebsen, Krabben, Einsiedlerkrebsen etc.) werden die Schreitbeine bei allen Formen, die daraufhin untersucht worden sind — und das ist eine sehr große Zahl der verschiedensten Arten und Familien — regeneriert. Ich selbst habe die Regenerationskraft der verschiedenen Anhänge des Einsiedlerkrebses einer eingehenden Untersuchung unterzogen. (Fig. 38). Dieses Tier lebt in Schneckenhäusern, die es sich anzueignen pflegt. Nur der vordere Teil seines Körpers schaut aus dem Gehäuse hervor. Dieser Teil des Körpers ist mit einem harten Panzer bedeckt, während der im Innern der Schale steckende Körperabschnitt weich ist. Drei Beinpaare streckt das Tier aus der Schneckenschale hervor. Das vorderste Paar ist mit kräftigen Scheeren versehen, die zum Ergreifen der Beute, wie überhaupt zum Schutz und Trutz dienen. Das zweite und dritte Beinpaar sind echte Schreitbeine und dienen zur Fortbewegung. Die folgenden zwei Beinpaare, die den beiden letzten Schreitbeinpaaren der Makruren und Brachiuren entsprechen, sind klein und werden von dem Tier dazu benutzt, sich gegen das Schneckengehäuse anzustemmen. Die ersten drei Extremitätenpaare besitzen an ihrer Basis eine Vorrichtung, die sogenannte präformierte Bruchstelle, in welcher das Bein nach Verletzungen abgeworfen werden kann. Die zwei hintersten Thorakalbeinpaare können dagegen nicht abgeworfen werden. Die ersten drei Extremitätenpaare gehen im Naturzustand sehr oft verloren. Ich habe 188 Tiere untersucht, von diesen fehlten 21 (= 11%) ein oder mehrere Beine. Wenn eins der ersten drei Beinpaare an irgend einer Stelle, mit Ausnahme der distalsten Phalanx, verletzt wird, so wird es sofort abgeworfen. Von dem Stumpf aus

regeneriert dann ein neues Bein. Das neu regenerierte Bein ist nicht von Anfang an von voller Größe und kann erst nach mindestens einmaliger Häutung wirklich zum Laufen gebraucht werden. Die Beine brechen ganz dicht am Körper ab, die proximal von der präformierten Bruch-

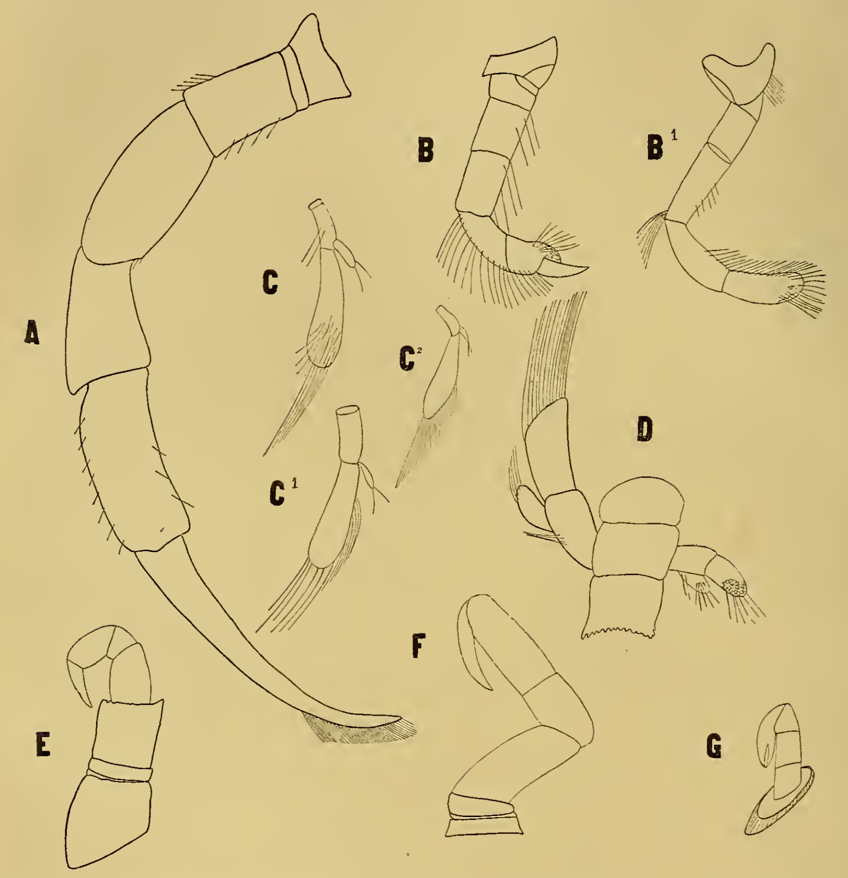


Fig. 38. Extremitäten des Einsiedlerkrebses (*Eupagurus longicarpus*). *A* drittes Schreitbein. *B* verletztes Thorakalbein. *B*¹ letztes Thorakalbein. *C*, *C*¹, *C*² drei Abdominalbeine vom Männchen. *D* Telson und sechstes Segment mit dem letzten Abdominalbeinpaar. *E* Bein, das von einer Schnittfläche distal von der »präformierten Bruchstelle« aus regeneriert. *F* dasselbe von einer proximal der präformierten Bruchstelle befindlichen Schnittfläche regenierend. *G* Bein, das nach Amputation dicht am Körper regeneriert.

stelle liegende Partie des Beines ist durch die Basen der übrigen Beine so gut geschützt, daß hier ein Abbrechen des Beines unter natürlichen Bedingungen kaum je erfolgen wird. In der Tat habe ich auch niemals ein Tier gefangen, das unter natürlichen Bedingungen von einer anderen Stelle als der präformierten Bruchstelle aus regeneriert hätte.

Schneidet man aber ein Bein mittelst einer feinen Schere dicht am Körper ab, so regeneriert ein neues Bein über der Schnittfläche, selbst wenn dieselbe proximal von der präformierten Bruchstelle liegt. Es erfolgt also auch von den ganz basal liegenden Partien des Beines Regeneration, trotzdem diese durch das Vorhandensein einer präformierten Bruchstelle außerordentlich gut gegen Verletzungen geschützt sind. In diesem Fall haben wir also einen strikten Beweis, daß die Regenerationsfähigkeit eines Organs nicht notwendig von seiner Ausgesetztheit abhängt.

Den gleichen Beweis können wir noch auf eine andere Art führen. Wenn man einen Krebs narkotisiert und dann das Bein distal von der Bruchstelle abschneidet, so kann das Bein jetzt nicht abgeworfen werden, da das Nervensystem, durch dessen Vermittlung die Autotomie erfolgt, ja zurzeit außer Funktion gesetzt ist. Aber mitunter wird auch nach dem Wiedererwachen das Bein nicht abgeworfen, allerdings nur in einer beschränkten Anzahl von Fällen. Dann aber erfolgt der Wiederersatz von der Schnittstelle aus. Hier findet also Regeneration von einer Stelle aus statt, von der sie unter natürlichen Bedingungen niemals hat erfolgen können.

Das dritte und vierte Beinpaar kann nicht autotomiert werden und doch regenerieren sie, in welcher Höhe auch immer man sie abschneidet, Diese befinden sich aber in einer Stellung, in der sie nur sehr schwer verletzt werden können, und ich habe in der Tat auch niemals bei frisch gefangenen Tieren den Verlust eines dieser Beine konstatieren können. Das weiche Abdomen ist, wie gesagt, durch das Schneckenhaus geschützt. Am Ende des Abdomens steht das letzte Paar Abdominalextremitäten, mit deren Hilfe das Tier sich in dem Schneckenhaus verankert. Diese Anhänge sind sehr breit und hart und können überhaupt gar nicht abgebrochen werden, ohne daß das Abdomen selbst mit abbricht, und in diesem Falle geht das Tier zugrunde. Nichtsdestoweniger regenerieren diese Anhänge, wenn sie abgeschnitten werden, und so gut, daß sie nach einer einzigen Häutung von normalen nicht unterschieden werden können.

Die weiter vorn stehenden Abdominalbeine sind beim erwachsenen Tier nur auf einer Seite vorhanden, — die larvalen Formen besitzen sie noch beiderseitig —. Dieselben sind, wie man aus dem Vergleich mit anderen Krustaceen schließen muß, auf der einen Seite völlig degeneriert und beim Männchen auch auf der Seite, wo sie vorhanden sind, rudimentär geworden. Auch diese Anhänge regenerieren, wenn man sie abschneidet. Beim Weibchen dienen sie zum Befestigen der Eier, sind also funktionierend. Ihre Regenerationsfähigkeit ist dieselbe, wie beim anderen Geschlecht. Auch die anderen Körperanhänge des Einsiedlerkrebses, Mandibeln, Maxillarfüße, die beiden Antennenpaare und die Augen regenerieren.

Auch bei anderen Dekapoden hat es sich ergeben, daß die Körperanhänge gewöhnlich eine sehr bedeutende Regenerationskraft besitzen. Seit langer Zeit ist dies vom Hummer und vom Flußkrebs bekannt. Bei diesen Formen besitzen die beiden vordersten Extremitäten, die Scheren, eine präformierte Bruchstelle, in welcher das Bein autotomiert werden kann. Ich habe indessen beim Flußkrebs selbst beobachtet, daß Regeneration auch dann eintritt, wenn man das Bein proximal von dieser Bruchstelle abschneidet. Die vier Paar Schreitbeine haben eine bestimmte präformierte Bruchstelle nicht, doch können sie in einer Höhe, die etwa der Höhe der Bruchstelle bei den Scheren entspricht, autotomiert werden. Regeneration erfolgt indessen in jeder beliebigen Höhe. Es ist dafür ganz gleich, ob die Amputation näher oder entfernter vom Rumpf stattgefunden hat. Noch jüngst hat Przibram nachgewiesen, daß bei einer ganzen Anzahl der verschiedensten Krustaceen die Beine auch dann noch regenerieren, wenn sie so nahe wie möglich am Rumpfe abgeschnitten werden.

Newport hat gezeigt, daß Myriopoden ihre Beine regenerieren können. Von gewissen Formen weiß man, daß sie ihre Beine nach Verletzungen an einer bestimmten Stelle nahe der Basis autotomieren können. Cermatia forceps tut dies nach meinen Beobachtungen sogar, wenn man sie in eine tötende Flüßigkeit wirft, (dasselbe Verhalten zeigen übrigens auch eine Reihe von Krustaceen). Newport hat ferner gefunden, daß Raupen, denen man die Beine abschneidet, dieselben während des Puppenstadiums regenerieren. (44). Seit langer Zeit weiß man, daß die Gespensterheuschrecke ihre Beine regenerieren kann.[1]) Bei dieser hat Bordage, der die Verhältnisse hier letzthin näher untersucht hat, gefunden, daß sie gleichfalls an der Basis ihrer Beine eine präformierte Bruchstelle besitzt. Ebenso wird der Tarsus der Küchenschwabe regeneriert, nur daß hier bloß vier statt der typischen fünf Phalangen gebildet werden.[2])

Hübner hat gefunden, daß die Larve von Agrion, einer Libelle, nur einen sehr geringen Grad von Regenerationskraft besitzt, während eine Ephemeridenlarve, *Cleon dipterum*, die Antennen, die Beine, die Trachealkiemen und selbst die letzten Körpersegmente regenerieren kann. Er sucht den Unterschied im Verhalten der beiden Formen darauf zurückzuführen, daß die erste der beiden eventuell weniger Feinde besitze, als die andere, ohne indessen den tatsächlichen Nachweis wirklich zu erbringen. Aber selbst wenn ihm dies gelungen wäre, dürfte dies noch lange keine Erklärung dafür sein, daß zwei so weit auseinander stehende Tiere ein verschieden hohes Regenerationsvermögen besitzen. Und zu alledem haben Child und Young (siehe weiter

---

1) Newport und Scudder.

2) Brindley, 1897.

unten) auch noch nachgewiesen, daß einige andere Agrionlarven einen sehr hohen Grad von Regenerationskraft besitzen.

Weiterhin hat Hübner gefunden, daß die Ruderfühler von *Daphnia pulex* regeneriert werden, ebenso wie die von *Simocephalus simus*, einem anderen Cladoceren. Im Gegensatz hierzu gingen zwei Arten von Copepoden nach Amputation ihrer Antennen zugrunde, während zwei andere Arten die Operation zwar überstanden, Regenerationsfähigkeit aber nicht besaßen. Hier stellt der Autor keinerlei Vermutung darüber an, warum die Regeneration unterbleibt.

Child und Young haben nachgewiesen, daß bei einer Agrionidenlarve die Regeneration des Beines in jeder Höhe möglich ist, mag dasselbe nun distal oder proximal von der für die Autotomie präformierten Bruchstelle abgeschnitten worden sein. Wenn nun hier auch der Prozeß rascher — da ja die Verletzung natürlich eine geringere ist — und regelmäßiger verläuft, als in jeder anderen Höhe — da ja die Regenerationsbedingungen hier einfacher liegen — so ist doch das schließliche Resultat in allen Fällen gleich. Auch dies ist wieder ein Beweis dafür, daß an der Stelle, wo die Regeneration gewöhnlich stattfindet, keine besondere Anpassung zum Zweck des Wiederersatzes besteht.

Der Grad von Vollständigkeit, den das Regenerat bis zur nächsten Häutung erreicht, hängt zum Teil wenigstens davon ab, wieviel Zeit von der Operation bis zur Häutung verstrichen ist. In der Regel ist das Bein jedoch nach der ersten Häutung noch unvollständig, und vervollkommnet sich nach und nach von Häutung zu Häutung. Der neue Tarsus ist meistens um so weniger vollständig, je weiter distal der Schnitt geführt worden war. Die Unvollkommenheit besteht darin, daß weniger Glieder vorhanden sind als normal, und das die Endklaue mit dem letzten Glied verschmolzen ist.

Die Trachealkiemen dieser Larven werden autotomiert, wenn sie auch nur im allergeringsten Grade verletzt werden. Auch diese besitzen eine präformierte Bruchstelle in der Nähe ihrer Basis. Aetherisiert man nun das Tier zurzeit der Operation, so kann es vorkommen, daß die verletzten Kiemen nach dem Wiedererwachen nicht abgeworfen werden. In diesem Falle findet die Regeneration von den Schnittenden aus statt. Ein weiterer Beweis dafür, daß Regeneration von einer Stelle ausgehen kann, wo sie unter normalen Umständen niemals stattfindet.

Eine Anzahl von Schriftstellern hat die Regeneration der Spinnenbeine beschrieben.[1]) Schultz, welcher erst kürzlich die Frage der Beinregeneration an einer Reihe von Spinnenarten eingehend geprüft hat, findet, daß das Bein in jeder Höhe, in der es abgeschnitten wird,

[1]) Lepelletur, Nouveau Bulletin de la société philomatique, 1813, Tome III, p. 254; Heinecken, Zoolog. Journal, 1828, Vol. IV, p. 284 (Insektenregeneration, ibid., p. 294); Müller, Manuel de Physiol., Tome I, p. 30; Wagner, W., Bull. Soc. Imp., Moscou 1887.

regenerieren kann. Er schnitt die Beine am häufigsten am Metatarsus, manchmal aber auch an der Tibia ab und zwar gewöhnlich zwischen zwei Gelenken. In einigen Fällen wurde das Bein auch an der Coxa abgeschnitten, in welcher Höhe es unter natürlichen Umständen gewöhnlich in Verlust zu geraten pflegt. Wagner beobachtete bei Tarantelspinnen, daß, wenn ein Bein an einer andern Stelle, als der Coxa abgeschnitten wurde, das Tier das verwundete Bein zwischen die

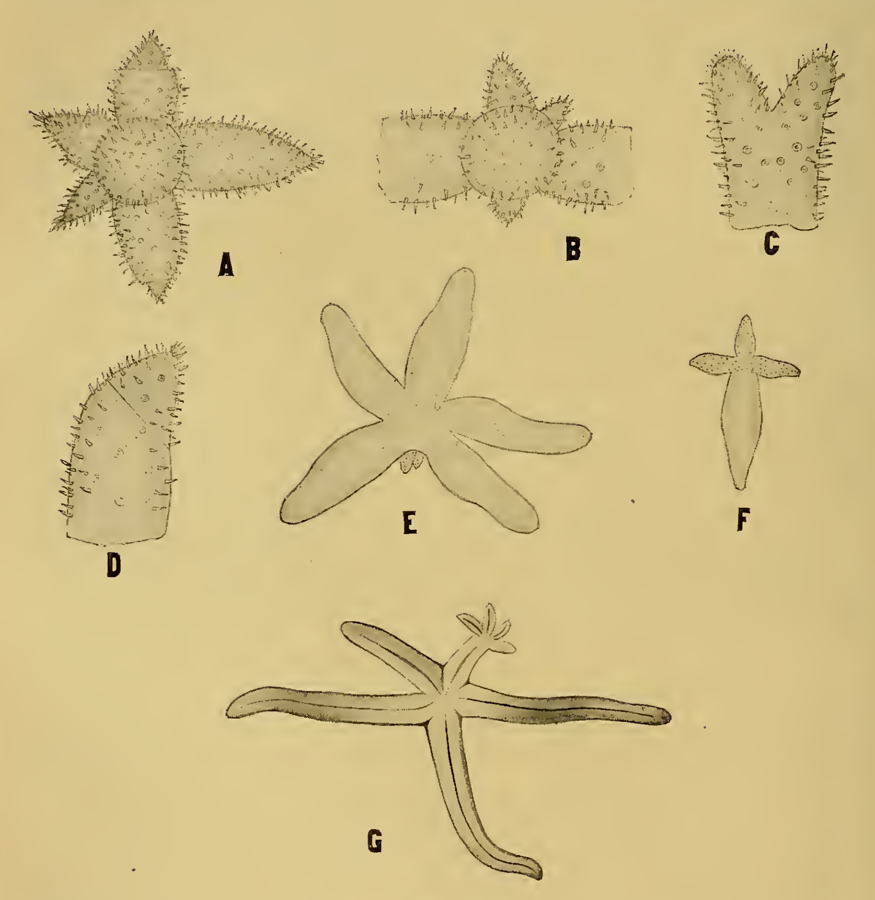


Fig. 39. *A—F* nach King. *A* Seestern, an dem vier Arme in verschiedenen Höhen regenerieren. *B* Scheibe mit drei regenerierenden Armen. *C* in der Mitte gespaltener Arm, zwei neue Arme bildend. *D* schief abgeschnittener Arm, im rechten Winkel zur Schnittebene regenerierend. *E* Seestern, an dem zwischen zwei Armen ein Einschnitt gemacht wurde. An dieser Stelle bilden sich zwei neue Arme. *F* ein Arm, an dem ein Stückchen der Scheibe belassen wurde, regeneriert drei neue Arme. *G* nach F. und P. Sarrasin. Seestern (*Linckia multiformis*), an dem an der Spitze des einen Armes sich vier neue Arme gebildet haben, von seinen Entdeckern als neuer Seestern angesprochen, wahrscheinlich aber nur Bildung von multiplen Armen (vgl. *C*).

Kiefern nahm und es in der Höhe der Coxa abbiß. Bei den Kreuzspinnen, die Schultz' Hauptuntersuchungsmaterial bildeten, ereignete sich dagegen nichts dergleichen. Nichtsdestoweniger konstatierte er auch bei diesen Formen, daß, wenn das Bein an der Coxa abgeschnitten wurde, es leichter regenerierte als von anderen Stellen aus. Schultz meint, daß wir hierin ein brillantes Beispiel dafür haben, wie die Regeneration durch Naturzüchtung beeinflußt wird, da das Bein doch dort am leichtesten regeneriert würde, wo es am häufigsten verloren geht. Der Autor beeilt sich allerdings hinzuzufügen, daß, da das Bein auch in jeder anderen Höhe regenerieren kann, das Regenerationsvermögen eine charakteristische Eigenschaft aller Teile des Organismus sein müsse, und nicht eine spezielle Anpassung eines besonders exponierten Organs, wie Weismann annimmt. Es scheint nun aber außerordentlich unwahrscheinlich, daß einer Spinne ein Bein auch in der Mitte eines Gliedes abbrechen könne, das heißt zwischen zwei Gelenken, da die Glieder hart und fest, die Gelenke dagegen viel weicher sind. Aber nichtsdestoweniger hat das Bein auch die Fähigkeit zu regenerieren, wenn der Schnitt mitten durch ein Phalange geht.

Nach Schultz verläuft die Regeneration, wenn das Bein in einer distaleren Phalange abgeschnitten wird, etwas anders, als wenn der Schnitt an der Coxa geführt würde. Im letzteren Fall wird an dem Schnittende der Coxa ein solider Zapfen gebildet, der sich bei seinem weiteren Wachstum einigemal zusammenrollt. An diesem Zapfen beginnen sich von der Basis aus die Gelenke zu bilden. Bei der nächsten Häutung wird das Bein dann frei. Wenn das Bein weiter distal abgeschnitten wird, so bildet sich ein kleinerer Zapfen, der sich gerade ausstreckt oder in eine Reihe von Falten legt. Immerhin liegt er innerhalb der letzten intakten Phalanx, da die freie Schnittfläche kurz nach der Operation durch eine Chitinhülle bedeckt wird. Auch dieses Regenerat wird erst bei der nächsten Häutung in Freiheit gesetzt. Loeb hat gefunden, daß, wenn der Körper von *Phoxichilidium maxillare* in zwei Stücke geschnitten wurde, sich an dem hinteren Ende der vorderen Hälfte ein Auswuchs bildete, über dessen Natur indessen aus seiner Schilderung nichts Näheres hervorgeht.

Ohne uns darauf einzulassen, die vielen Fälle zu analysieren, wo bei Würmern und Mollusken offenbar kein Zusammenhang zwischen dem Regenerationsvermögen und der Ausgesetztheit des betreffenden Organs besteht, wo es indessen schwer wäre, strikt zu beweisen, daß ein solcher Zusammenhang nicht bestehen kann, wollen wir zur Beschreibung der Regenerationsvorgänge beim Seestern übergehen. Schon seit den Zeiten von Réaumur weiß man, daß die Seesterne imstande sind, verlorene Arme zu regenerieren. Es ist auch von verschiedenen Autoren behauptet worden, daß sogar ein einzelner Arm imstande wäre, einen neuen Seestern zu reproduzieren — Haekel ('78), P. und

R. Sarrasin ('88) von Martens ('84) und Sars ('75) —, indessen ist dies durch andere Beobachter bestritten worden. Bei einer ganzen Reihe von Seesternarten kann ein einzelner vom Körper getrennter Arm nicht regenerieren; aber wenn ein Stück von der Scheibe, mag es noch so klein sein, am Arm gelassen wurde, so regenerierten eine neue Scheibe und neue Arme. (Fig. 39, *F*). Wenn der Arm von *Asterias vulgaris* verletzt wird, so bricht er in den meisten Fällen nahe der Basis ab und der neue Arm regeneriert aus dem zurückbleibenden kurzen Stumpf. Bei diesen Seesternen findet man, daß, wenn sie unter natürlichen Verhältnissen regenerieren, das Regenerat immer von dieser präformierten Stelle ausgeht.[1]) So fand King, daß von 1914 Exemplaren von *Asterias vulgaris*, die aufs Geradewohl gesammelt wurden, 206 oder 10,7°/₀ einen oder mehrere regenerierende Arme besaßen, und alle diese entsprangen mit einer einzigen Ausnahme von einer Stelle nahe der Basis. Bei anderen Arten hat es dagegen den Anschein, als ob ein Arm auch weiter distal abgebrochen werden könnte, ohne daß der Rest abgeworfen wird. King hat gefunden, daß bei Asterias die Regeneration von der Basis aus rascher erfolgt als von mehr distalen Partien. Man könnte auf den ersten Blick meinen, daß die raschere Regeneration des Armes von der Stelle aus, wo sie gewöhnlich erfolgt, damit zusammenhängt, daß der Arm eben hier am häufigsten abbricht — mit anderen Worten, daß die raschere Regeneration hier durch Naturzüchtung erworben worden ist. Diese Deutung wird aber durch den Umstand hinfällig gemacht, daß der Arm überhaupt um so rascher regeneriert, je näher der Basis er abgeschnitten wird. Das heißt also: In der rascheren Regeneration des Armes von der Basis her manifestiert sich nur ein allgemeines Wachstumsgesetz. Dreht man nun die Behauptung um und sagt also: Der Arm bräche deshalb so nahe der Basis ab, weil er von hier aus am schnellsten regeneriere, so muß man dem folgende, von King gefundene, äußerst wichtige Beobachtung entgegenhalten. Wenn nämlich auch die Regeneration an der Basis rascher einsetzt und in schnellerer Weise vor sich geht, so wird deshalb der neue Arm doch nicht etwa früher fertig, als bei der Regeneration von einem mehr

---

[1]) Die Vettern Sarrasin haben einige Beobachtungen beschrieben, wo bei *Linckia multiformis* aus einem alten Arm ein oder mehrere neue Arme hervorsproßten. In einem Falle (der in Fig. 39, *G* abgebildet ist) hatten sich an der Spitze eines Armes vier neue gebildet, so daß man den Eindruck bekam, als wäre hier ein neuer Seestern gebildet worden. In der Tat haben die Sarrasins diesen Fall auch so gedeutet, wenn sie auch zugeben müssen, daß sich an der oberen Fläche keine Madreporenplatte gefunden hätte und wenn sie auch nicht sagen können, ob an der Vereinigungsstelle der Strahlen ein neuer Mund entstanden wäre, weil sie ein so einziges Präparat nicht zerstören wollten — selbst, wenn sie dadurch seine Bedeutung hätten ermitteln können. Mir scheint es sehr wenig wahrscheinlich, daß dieses neue Gebilde wirklich ein Seestern ist. Ich glaube vielmehr, daß der alte Arm in einer Art und Weise verletzt wurde, die ihn dazu veranlaßte, eine Anzahl neuer Arme zu bilden.

distalen Punkte aus. Denn im letzteren Falle wächst der Arm zwar weniger rasch, hat aber dafür einen um so geringeren Weg zurückzulegen, um sein Ziel zu erreichen, so daß der von der Basis her regenerierende Arm ihn auch nicht einholen kann.

Unsere Nachforschungen lehren uns also, daß Formen, bei denen einige Organe äußeren Verletzungen stark ausgesetzt sind, nicht nur die Fähigkeit besitzen, diese, sondern auch eine Reihe anderer Organe ihres Körpers zu regenerieren, die Verletzungen entweder gar nicht oder doch nicht im gleichen Maße ausgesetzt sind. Die am meisten überzeugenden Beispiele dieser Art finden sich bei solchen Tieren, die eine präformierte Bruchstelle besitzen. Wir finden, daß hier die Regeneration auch distal und proximal von der Bruchstelle mit gleicher Exaktheit erfolgen kann. Wenn das Regenerationsvermögen mit der Ausgesetztheit des betreffenden Organs zusammenhinge, wäre dieses Faktum unerklärlich.

Wenn wir nun die Frage so stellen, ob Regeneration überhaupt bei solchen Formen, die häufigen Verletzungen ausgesetzt sind, häufiger oder besser erfolgt, als bei anderen Arten, so müssen wir gestehen, daß wir für die Beantwortung dieser Frage nicht über ein Tatsachenmaterial verfügen, das reichlich und einwandsfrei genug wäre. Es ist sehr schwierig, zu sagen, bis zu welchem Grade die verschiedenen Tiere äußeren Verletzungen ausgesetzt sind. Indessen werden wir doch, wenn wir die verschiedenen Klassen des Tierreiches in Hinsicht auf diese Frage durchmustern, wenigstens einige interessante Tatsachen ermitteln können.

Wir sahen, daß bei den Protozoen kernhaltige Stücke regenerieren, und zwar bei allen Formen, die darauf untersucht worden sind: *Amöben*, *Difflugien*, *Thallassicolla*, *Paramaecium*, *Stentor* und eine Reihe anderer Wimperinfusorien.

Bei den Schwämmen hat Oscar Schmidt gefunden, daß bei einigen Arten Bruchstücke ganze Individuen erzeugen können; wie weit indessen das Regenerationsvermögen in dieser Gruppe verbreitet ist, ist noch unbekannt. Bei den Cnidarien wissen wir von einer großen Anzahl von Formen, daß sie Regenerationsvermögen besitzen, und es ist mehr wie wahrscheinlich, daß sich diese Fähigkeit, in der oder jener Form, innerhalb der ganzen Gruppe vorfindet. Unter den Hydroiden regenerieren die Polypen von *Hydra*, *Tubularia*, *Parypha*, *Eudendrium*, *Antennularia*, *Hydractinia*, *Podocoryne* usw., ebenso die Quallen von Gonionemus und einigen Angehörigen der Familie der Phaumantiden. Unter den Actinien regenerieren *Metridium* und *Cerianthus*, unter den Scyphomedusen *Aurelia* im Scyphistomastadium, und auch die fertigen Medusen dieser Gruppe besitzen ein, wenn auch beschränktes, Regenerationsvermögen. Bei den Turbellarien finden wir, daß alle Tricladen, welche untersucht worden sind, also *Planaria*, *Phagocaten*, *Dendro-*

coelum und die Landtriclade, *Bipalium*, regenerieren. Ebenso regenerieren die marinen Tricladen, indessen weniger rasch und in weniger ausgedehntem Maße, während die marinen Polycladen nur ein sehr beschränktes Regenerationsvermögen besitzen.

Die Regenerationsfähigkeit der Trematoden und Cestoden ist, so weit mir bekannt, noch nicht untersucht worden und ebensowenig die Regeneration der Nematoden.

Einige Nemertinen regenerieren, andere scheinen dies nicht zu können. Querstücke von einer kleinen Süßwasserform, die ich untersuchte, regenerierten nicht, obwohl einige derselben, die übrigens voll von Eiern waren, während mehrerer Monate am Leben blieben.

Unter den Anneliden finden wir eine große Menge von Formen, die regenerieren — viele marinen Polychaeten haben dieses Vermögen. Alle Oligochaeten, die untersucht worden sind, regenerieren —, sowohl Landformen, wie *Lumbricus*, *Allolobophora* usw., als auch Süßwasserformen, wie *Lumbriculus*, *Nais*, *Tubifex* usw.

Bei den Krebsen haben die Körperanhänge bei allen untersuchten Formen Regenerationsvermögen.

Einige Arten von Tausendfüßen, eine Anzahl von Spinnen können ihre Beine regenerieren. Bei den Insekten scheinen dagegen nur wenige Formen dieses Vermögen zu besitzen — Raupen, Mantis, Küchenschwaben und Libellenlarven. Die bei weitem größere Menge von Insekten scheint also im Stadium der Imago nicht mehr regenerationsfähig zu sein, wenngleich einige Fälle dieser Art beschrieben worden sind.[1])

Bei den Mollusken findet Regeneration des Kopfes unter gewissen Bedingungen statt. Spallanzani glaubte, daß selbst, wenn der ganze Kopf abgeschnitten wird, ein neuer regenerieren könnte. Diese Behauptung wurde von elf seiner Zeitgenossen bestritten und von ungefähr zehn andern bestätigt. Später hat man gefunden, daß das Resultat zum Teil von der Jahreszeit und von der Schneckenart, mit der man arbeitet, abhängt. Carrière, der diese Frage in letzter Zeit untersucht hat, fand, daß selbst unter den günstigsten Bedingungen keine Regeneration eintritt, wenn der obere Schlundring ganz entfernt wird; bleibt aber ein Teil davon übrig, so regeneriert ein neuer Kopf. Ein neuer Fuß regeneriert, wie wir wissen, bei *Helicarion* und ich habe gefunden, daß auch bei den Süßwasserschnecken *Physa*, *Limnaea* und *Planorbis* der Fuß regeneriert. Wird das Gehäuse eines Lamellibranchiers oder einer Schnecke zerbrochen, so wird es vom Mantel aus erneut. Auch die Arme von einigen Cephalopoden regenerieren, wie wir wissen, besonders der hectocotylisierte Arm.

Alle Hauptgruppen von Echinodermen, mit einer eventuellen Aus-

---

[1]) Literatur bei Brindley, 1898.

nahme, regenerieren. Wahrscheinlich können alle See- und Schlangensterne ihre Arme regenerieren, und selbst dann, wenn sie in ein oder mehrere Stücke geschnitten werden, entwickelt sich aus jedem ein neues Individuum. Die Crinoiden regenerieren verlorene Arme und ebenso Teile der Scheibe; gleichfalls auch die Eingeweide. Eine ganz besonders hervorragende Regenerationsfähigkeit haben die Holothurien. Einige Arten dieser Tiere regenerieren selbst noch, wenn sie in zwei oder mehrere Stücke geschnitten werden. Das merkwürdige Phänomen der Evisceration, das bei gewissen Holothurien eintritt, wenn sie hart angefaßt oder sonst unter ungünstige Bedingungen kommen, ist ja ganz allgemein bekannt und von vielen Autoren beschrieben worden. Es wird sogar behauptet, daß die Holothurien sich so retten, indem sie ihren Bedrängern ihre Eingeweide opfern! Unglücklicherweise für diese Ansicht hat man gefunden, daß die Eingeweide, wenigstens für Actinien und Fische, ungenießbar sind. Ludwig und Minchin sprechen die Vermutung aus, daß das Ausstoßen der Cuvierschen Organe, welche am After befestigt sind, eine Art von Verteidigungsaktion wäre. Nach denselben Autoren können die Eingeweide verloren gehen, wenn sie zu weit ausgestoßen werden. Die Holothurien haben nun einen außerordentlich hohen Grad von Regenerationsfähigkeit und können in kurzer Zeit neue Eingeweide bilden. Die Seeigel bilden vielleicht eine Ausnahme in dieser Klasse, da wir nichts über ihre Regenerationsfähigkeit wissen, aber wahrscheinlich nur deshalb, weil sie nicht genügend untersucht worden sind.

In der Klasse der festsitzenden Ascidien hat Giard für *Circinalium concrescens* und Caullery bei *Marchellium argus* gefunden, daß, selbst wenn alle distalen Teile des Tieres mit sämtlichen inneren Organen von der festsitzenden Basis abgeschnitten werden, ein neues Individuum von der Schnittfläche aus regeneriert wird. Weiterhin wissen wir, daß zu gewissen Jahreszeiten — speziell im Winter — ein Degenerationsprozeß bei vielen Ascidien erfolgt, der so weit gehen kann, daß sämtliche Organe als solche verschwinden und nur eine opake, weiße Masse von lebenden Zellen übrig bleibt, von denen dann im nächsten Jahr eine neue Ascidie regeneriert wird.

Driesch hat letzthin eine sehr ausführliche Studie über das Regenerationsvermögen einer andern Ascidie *Clavellina lepadiformis* angestellt. Er hat gefunden, daß, wenn das Vorderende in einer beliebigen Höhe abgeschnitten wird, ein neuer Teil aus der Schnittfläche regeneriert. Selbst wenn von dem Hinterende so viel abgeschnitten wird, daß sämtliche Organe mit entfernt werden, so wird doch von dem sogenannten Postabdomen eine neue Ascidie regeneriert. Das Postabdomen besteht aus einem äußeren ektodermalen Rohr, das im Innern durch ein longitudinales doppelwandiges Septum in zwei Teile geteilt wird. Dies letztere setzt sich auch über die Basis hinaus in den horizontalen

Stolo fort, von welchem durch Knospung neue Individuen gebildet werden. Wenn der Stolo quer in Stücke geschnitten wird, so bildet sich jedes Stück zu einer neuen Ascidie um. Diese neuen Individuen liegen mit ihrer Längsachse in der Längsachse des Stolo, der Kopf erscheint stets am proximalen Ende, also an derjenigen Seite des Stückes, das dem Mutterindividuum zunächst lag. Bei der normalen Knospenbildung entspringen die Knospen dagegen senkrecht zur Längsrichtung des Stolo. Aus demselben Material also, aus dem normalerweise senkrecht zum Stolo stehende Knospen gebildet werden, entstehen, wenn der Stolo in Stücke geschnitten wird, Einzelindividuen in der Längsrichtung des Stückes.

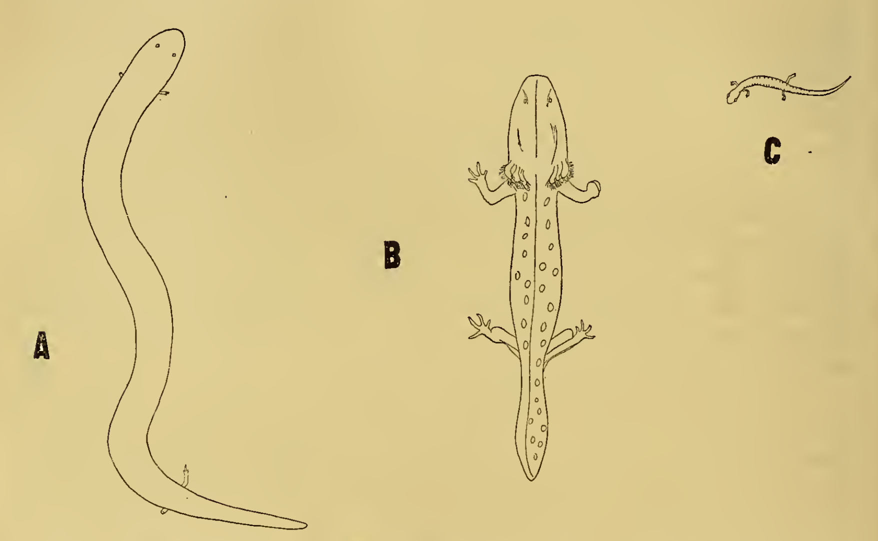


Fig. 40. *A Amphiuma means*, linkes Vorder- und Hinterbein in Regeneration. *B Necturus maculata*, rechtes Vorderbein im Beginn der Regeneration (6 Monate nach der Amputation). *C Plethodon cinereus*. Alle drei Figuren im gleichen Maßstab gezeichnet.

Bei den Vertebraten sind die niedrigsten Formen *Amphioxus*, *Petromyzonten* und *Myxinoide* in bezug auf ihr Regenerationsvermögen noch nicht untersucht worden. Bei den Teleostiern regenerieren die Flossen bei einer Reihe von Formen. Wahrscheinlich verhalten sich die meisten übrigen Fische genau so.

Bei den Amphibien finden wir eine große Menge von Formen, die ihre Beine, Schwänze und andere Teile des Körpers regenerieren können. Bei andern Formen ist das Regenerationsvermögen etwas beschränkter. Die rasche Regeneration der Beine bei kleineren Urodelen ist schon oft besprochen worden. Bei größeren Formen dauert die Regeneration länger, wenigstens bei solchen, die große Beine haben.

Bei *Proteus* dauert es manchmal bis anderthalb Jahre, und auch *Necturus* braucht, wenigstens in der Gefangenschaft, mehr wie ein Jahr, um ein neues Bein zu bilden. Bei der großen Spezies, *Amphiuma*, geht die Regeneration viel rascher vor sich als bei Formen wie *Necturus*, die indessen größere Beine haben. *Amphiuma* gebraucht seine Füße nicht als Lokomotionsorgane, da sie zu klein und zu schwach sind, um den schweren Körper zu tragen. Das Tier kann sie zwar ebenso bewegen wie andere Urodelen, indessen zur Fortbewegung sind sie, wie gesagt, untauglich. Die Beine regenerieren leicht, wenn sie abgeschnitten werden. Es wird aber, wie ich gefunden habe, statt der typischen zwei oder drei Zehen gewöhnlich nur eine äußere Zehe oder ein einer Zehe ähnliches flaches Gebilde erzeugt. Innerlich sind indessen die Knochen für mehr als eine Zehe vorhanden. Vielleicht ist die verhältnismäßig bedeutende Dicke der Haut bei *Amphiuma* schuld daran, daß die Bildung äußerer Zehen unterbleibt. Schreiber hat nachgewiesen, daß die Regeneration bei *Triton marmoratus* verhältnismäßig viel unvollkommener ist als die bei anderen Formen. Fraiße hat gleichfalls gefunden, daß bei dieser Spezies abgeschnittene Beine nicht wiederwachsen, sondern nur ein formloser Stumpf gebildet wird. Auch der Schwanz soll bei diesen Tieren nicht in vollem Umfange regenerieren und doch sind, meines Wissens nach, diese Formen äußeren Verletzungen nicht weniger ausgesetzt wie andere.[1]) Weismann führt mit Vorliebe den Fall von *Proteus* an, der angeblich auch weniger Regenerationsvermögen besitzen soll. Dieser lebt in den Höhlen der Krain und da dort wenig andere Tiere sind, die ihn angreifen oder verletzen könnten, so wird diesem Umstande seine angebliche Regenerationsunfähigkeit zugeschrieben. Götte hat nun aber beobachtet, daß bei einem *Proteus* das Bein zu regenerieren begann, indessen, nach anderthalb Jahren noch nicht völlig fertig war, und auch bei *Necturus*, der nicht in irgend einer Weise geschützt ist, ist die Regeneration unvollständig. Frösche sind unfähig ihre Gliedmaßen zu regenerieren, obgleich diese doch öfters in Verlust geraten. Ihre larvalen Formen, die Kaulquappen, können dagegen zum mindesten ihre Hinterbeine regenerieren. Eidechsen können ihren Schwanz regenerieren. Ein Zusammenhang zwischen der Regenerationsfähigheit dieses Organes mit seiner größeren Ausgesetztheit ist aber bis jetzt noch nirgends sicher bewiesen worden. Schildkröten und Schlangen können ihren Schwanz nicht regenerieren. Über Krokodile liegen, meines Wissens, keine Beobachtungen vor.

Vögeln wird die Regenerationsfähigkeit von Beinen und Schwingen abgesprochen.[2]) Indessen liegen sichere Beobachtungen in zwei Fällen

[1]) Ich weiß übrigens nicht, ob die Tiere lange genug beobachtet worden sind, um Regeneration der Beine mit Sicherheit ausschließen zu können.

[2]) Eine gegenteilige Angabe Darwins in: »Animals and Plants under Domestication« wird von dem Autor selbst bezweifelt.

vor,[1]) daß der Schnabel ein außerordentlich großes Regenerationsvermögen besitzt. Einige zweifelhafte Beobachtungen liegen über Regenerationsvermögen beim Menschen vor, wo abgeschnittene, überzählige Finger angeblich regeneriert worden sind.[2])

Diese Beispiele könnten noch durch viele andere aus denselben Gruppen und andere aus kleineren Tierklassen vermehrt werden. Ich denke aber, daß diese Beispiele genügen werden, um zu zeigen, daß die Regenerationsfähigkeit nicht einzelnen speziellen Arten, sondern ganzen großen Klassen zukommt. Wenn Ausnahmen in einer größeren Gruppe gefunden werden, so finden wir nicht, daß die betreffenden Formen etwa unverhältnismäßig besser geschützt sind, sondern die Regenerationsunfähigkeit kann dann eher auf Rechnung einer gewissen besonderen Spezialisierung des betreffenden Tieres gesetzt werden. Wenn das feststeht und andererseits auch die Tatsache zweifellos ist, daß geschützte und ungeschützte Organe desselben Tieres gleich gut regenerieren, so ist damit der Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür erbracht, daß kein ursächlicher Zusammenhang zwischen Regeneration und Ausgesetztheit besteht. Wir verlassen deshalb diese Betrachtungen und wenden unsere Aufmerksamkeit anderen Gesichtspunkten zu.

Es wird ohne Beweise behauptet, daß die Fähigkeit, verloren gegangene Organe zu ersetzen, dem Tiere nützlich wäre, besonders wenn es sich um ausgesetzte Organe handelt. Nützliche Einrichtungen dieser Art werden allgemeine Anpassungen genannt. Zur Entscheidung der Frage, ob die Regeneration ein Anpassungsgeschehen ist oder nicht, sind nun folgende Betrachtungen sehr wichtig. Es findet erstens auch bei solchen Organen Regeneration statt, die unter natürlichen Verhältnissen niemals oder doch nur selten regeneriert haben, und trotzdem ist die Regeneration genau so vollständig wie bei Organen, die äußeren Verletzungen ausgesetzt sind. Zweitens geht bei einigen Formen die Regeneration so langsam vor sich, daß, wenn die Konkurrenz unter den Tieren sehr heftig wäre, diejenigen Exemplare mit fehlenden Beinen, Augen oder Schwänzen sicher unterliegen müßten. — Außerdem mangelt ja diesen Organen, auch wenn sie geschützt sind, das Regenerationsvermögen nicht. — Wenn die Tiere also die lange Zeit zwischen dem Verlust des Organs und seinem völligen Wiederersatz überdauern können, so dürfen wir die Anwesenheit dieser Organe nicht als vital wichtig auffassen. Seine Regenerationsfähigkeit kann also kaum als Folge des »Kampfes ums Dasein« aufgefaßt werden und ohne dieses Prinzip ist die »Naturzüchtung« nicht imstande, das ihr zugeschriebene Resultat zu schaffen.

Es ist ferner außerordentlich wichtig zu konstatieren, daß in einigen Fällen die Regeneration mit voller Sicherheit keine Anpassung darstellt.

---

1) Storch und Kampfhahn.

2) Siehe Darwin l. c.

Dies ist zum Beispiel dann der Fall, wenn ein Kopf am hinteren Ende eines vorderen Stückes von *Planaria lugubris* sich bildet, oder wenn ein Schwanz am vorderen Ende eines hinteren Stückes vom Regenwurm entsteht, oder wenn an Stelle eines Auges bei gewissen Krustaceen eine Antenne regeneriert. Wenn wir in diesen Fällen annehmen, daß die Befunde durch innere Gesetze der Organismen zustande kommen und nichts mit den äußeren Einflüssen des Mediums zu tun haben, müssen wir dann nicht dasselbe Prinzip auch auf die Fälle anwenden, in denen das Resultat für die betreffenden Spezies nützlich ist?

So fest hat sich die Darwinsche Lehre vom Überleben des Passendsten in den Gedanken derer, die dieser Richtung angehören, eingenistet, daß immer, wenn ein Organ oder eine Eigenschaft dem Tiere nützlich ist, es ihnen zweifellos durch den Kampf ums Dasein erworben zu sein scheint. So hat eine Anzahl von Autoren, zufrieden damit, konstatieren zu können, daß die Regeneration dem Tiere nützlich ist, sofort daraus geschlossen, daß sie deshalb durch Naturzüchtung erworben sein müsse. Weismann ist als Beispiel bereits angeführt worden, aber er steht durchaus nicht allein mit seiner Ansicht! Es würde ganz deplaziert sein, uns hier auf eine ausführliche Diskussion der Darwinschen Lehre einzulassen. Dagegen scheint es mir nicht unnötig zu sein, den Geltungsbereich dieser Theorie in bezug auf die uns hier beschäftigenden Probleme zu untersuchen.

Wir können die Frage einmal so stellen, daß wir die Wirkung der Selektion auf die Erwerbung regenerativer Potenzen an irgend einem Einzelfalle studieren. Manchem wird ja diese Betrachtungsweise ein zu kleines Feld für seine Spekulationen bieten. Nun, dem bleibt es unbenommen, die Regenerationsfähigkeit als eine Eigenschaft anzusehen, die »von niederen und einfacheren Formen erworben« worden ist und dann im Laufe der Phylogenese »in Verbindung mit der größeren Kompliziertheit der Organisation« oder mit der Verminderung der Ausgesetztheit wieder verloren gegangen ist. Auf die Gefahr hin für unfähig erklärt zu werden, Wissenschaft von großen Gesichtspunkten aus zu treiben, wollen wir die Diskussion darauf beschränken zu untersuchen, ob bei einer bestimmten, einzelnen Spezies die Regenerationsfähigkeit durch Selektion erworben oder auch nur vervollkommnet worden sein kann.

Die Möglichkeit zu regenerieren kann ja nur dann in Frage kommen, wenn irgend ein Glied durch Zufall oder sonstwie verloren geht. Nach der Lehre Darwins müssen wir also annehmen, daß von allen Individuen jeder Generation, die an genau der gleichen Stelle des Körpers verletzt worden waren, nur die überlebten oder doch wenigstens einen gewissen Vorsprung vor den anderen erhielten, die fähig waren, zu regenerieren. Damit Selektion eintreten kann, müssen wir ferner annehmen, daß unter den Individuen, die an genau der gleichen

Stelle des Körpers verletzt wurden, die einen besser regenerierten als die anderen, und daß dieser Unterschied bei der Konkurrenz entscheidend war, oder doch wenigstens entscheidend sein konnte. Die Theorie fragt nicht danach, woher der Unterschied in der Regenerationsfähigkeit der einzelnen Individuen kommt, sondern nimmt diesen Unterschied einfach als gegeben an. Dieser Unterschied soll nun nach derselben Ansicht durch das Überleben und die stärkere Vermehrung der ausgezeichneteren Individuen noch erhöht werden können; das heißt, es soll durch ständige Auslese der in jeder Generation am besten regenerierenden Individuen, also durch natürliche Zuchtwahl, die Regeneration bei den Descendenten immer besser werden, bis schließlich alle Organe vollständige Regenerationsfähigkeit erworben haben.

Bei dieser Argumentation sind soviel Hilfsannahmen nötig und es müssen soviel Zufälligkeiten zusammentreffen, um das endliche Ziel zu ermöglichen, daß, selbst wenn man die Korrektheit aller Annahmen zugibt, man doch immer noch erhebliche Zweifel hegen wird, ob denn das Zusammentreffen aller dieser Zufälle wahrscheinlich oder auch nur möglich ist. Wenn wir all die Bedingungen, die erfüllt sein müssen, um den angenommenen Ausleseprozeß zu ermöglichen, etwas mehr im Detail prüfen, werden wir mehr wie genug Gründe finden, daran zu zweifeln, ja wir werden sogar gezwungen sein, es für ausgeschlossen zu erklären, daß diese Eigenschaft auf diesem Weg erworben sein könne.

In erster Linie beruht die Annahme, daß die Regenerationsfähigkeit eines Organes als Produkt einer Auslese von individuellen Variationen angesehen werden muß, doch erst wieder auf der Voraussetzung, daß solche Variationen vorhanden sind; denn die Verletzung als solche kann ja nur als Reiz wirken, der das eigentliche Regenerationsgeschehen auslöst, die Erwerbung einer solchen Tätigkeit, bzw. die Erreichung eines höheren oder geringeren Grades von Regenerationskraft, kann sie natürlich vom Standpunkt des Darwinismus aus direkt nicht bewirken. Alles, was natürliche Auslese schaffen kann, ist, das Regenerationsvermögen mehr und mehr zu vervollkommnen, indem sie die in dieser Hinsicht bevorzugtesten Individuen in grader Linie auswählt. Im Grunde sagt diese Annahme nichts anderes, als daß die Gewebe selbst Regenerationsfähigkeit von Hause aus besitzen, nur die einen eben mehr wie die anderen. Aber gerade dieser Unterschied würde ja erst, wenn man seine Existenz beweisen könnte, das eigentliche wissenschaftliche Problem bilden. Aber lassen wir selbst diese Ausstellungen beiseite, da das Vorhandensein eines derartigen Unterschiedes ja allgemein angenommen wird, so ist es immer noch klar, daß in vielen Fällen die meisten der weniger vollkommenen Regenerationsstadien, die im Lauf der Phylogenese nach und nach durchlaufen werden sollen, im einzelnen Fall für das Individuum nur von sehr geringem Nutzen sein können.

Nur das fertige Organ kann dem Tier nützen und damit fallen die Fundamente der Darwinschen Theorie zusammen. Die langsame Vervollkommnung der Regeneration auf dem Wege successiv erworbener Übergangsstadien kann im Kampf ums Dasein nicht entscheidend gewesen sein. Die Regenerationsfähigkeit kann also durch die Darwinsche Theorie nicht erklärt werden.

Noch eine andere Betrachtung ist von gleicher Wichtigkeit. Es wird angenommen, daß diejenigen Individuen, die besser regenerieren wie die anderen, überlebten oder wenigstens mehr Descendenten hätten. Es darf aber nicht übersehen werden, daß diejenigen Individuen, die gar nicht verletzt werden (und diese müssen doch offenbar sowohl zu der Kategorie der gut wie zu der der schlecht regenerierenden gehören), sich in noch besserer Situation befinden, als die, welche verletzt wurden und unvollkommen regeneriert haben. Die unverletzten Formen, selbst wenn sie die regenerierenden nicht ausrotteten, was sie nach der Darwinschen Theorie doch eigentlich tun müßten, werden sich doch mit ihnen kreuzen und so das Niveau der Regenerationsfähigkeit der betreffenden Organismen wieder herunterdrücken. Hier liegt ein sehr verhängnisvoller Einwand gegen die Selektionstheorie, den Darwin in der letzten Ausgabe seiner Entstehung der Arten schon selbst geführt hat, nämlich, daß, wenn auch eine beträchtliche Anzahl von Individuen derselben Generation die gleiche Variation aufweist, der Effekt doch durch den nivellierenden Einfluß der Kreuzung wieder verloren geht. Gibt man das aber zu, dann bleibt für die Selektion recht wenig Arbeit übrig, es sei denn die Ausmerzung einiger wenigen schlecht angepaßten Mitkonkurrenten. Und wenn dieselben Ursachen, welche den Ursprung der neuen Variationen bewirkt haben, durch eine lange Reihe von Generationen aktiv sind, so wird das Resultat von ganz allein ohne Mitwirkung der Selektion zustande kommen. Aus diesem Grunde scheint es mir hohe Zeit zu sein, uns nach einer anderen diskussionsfähigeren Hypothese umzusehen. Endlich soll hier ein weiterer Einwand Platz finden, der allein schon der Theorie verhängnisvoll werden müßte. Wir sehen, daß Regeneration nicht nur an einigen leicht verwundbaren Punkten eintritt, sondern an allen möglichen Körperstellen und immer wird nur das regeneriert, was fehlt. Ein Salamanderbein kann in jeder Höhe, in der es abgeschnitten wurde, regenerieren. Ebenso regenerieren Krebsbeine an einer großen Zahl von verschiedenen Stellen und das gleiche scheint für alle Körperanhänge zu gelten. Wenn all diese Befunde durch natürliche Auslese erworben worden wären, welch umfassender Ausleseprozeß mußte dann bei jeder Spezies stattgefunden haben! Ja noch mehr! Da sich die Regeneration nach der Darwinschen Theorie ja in jeder Höhe und bei jedem Anhange nach und nach gesteigert haben müßte, ohne Rücksicht, welche Stelle Verletzungen am meisten ausgesetzt ist, so sehen wir, daß die

Theorie mit sich selbst in Widerspruch gerät und uns also zur Erklärung der betreffenden Fakten nichts helfen kann.

Verlassen wir gar die erwachsenen Organismen und prüfen wir, was wir an Tatsächlichem über die Regeneration von Embryonen wissen, so finden wir ganz unüberwindliche Hindernisse dagegen, etwa auch hier die Regeneration als durch Selektion erworben aufzufassen. Die Entwicklung eines ganzen Embryos aus jeder der ersten zwei oder ersten vier Blastomeren kann kaum auf Rechnung irgend eines Selektionsprozesses gesetzt werden, besonders nicht in den Fällen, wo die Zellen nur durch schwierige Operationen oder kunstvolle Methoden voneinander getrennt werden können.

Wenn also ein ganzer Embryo sich aus einer isolierten Blastomere entwickeln oder auch aus einem Teil eines Embryos entstehen kann, ohne daß diese Fähigkeit durch Selektion erworben sein kann, warum brauchen wir dann diese Deutung bei der Regeneration erwachsener Formen anzuwenden?

Einige Autoren haben bei Besprechung der Beziehung zwischen Regeneration und Autotomie (oder dem Reflexvorgang, durch welchen irgend ein Körperteil abgeworfen werden kann) unnötigerweise die Frage nach dem Ursprung dieses Mechanismus mit der Fähigkeit zu regenerieren, vermengt. Wenn es selbst als wahr bewiesen wäre, daß in den meisten Fällen das betreffende Glied an der Stelle abgeworfen wird, an welcher die Regeneration am vorteilhaftesten erfolgt, so ist damit noch lange nicht gesagt, daß die Regeneration hier besser, wie anderswo, erfolgt, weil hier die Selektion am häufigsten eingegriffen hätte. Die Regeneration des Seesternarmes, die wir weiter oben kennen gelernt haben, zeigt am besten, wie nichtig eine derartige Argumentation ist. Außerdem wenn man annimmt, daß die Autotomie durch Selektion auf die Stelle lokalisiert worden ist, an der Regeneration am leichtesten eintritt, dann hat das Problem ja nichts mehr mit dem Ursprung der Regeneration, sondern mit dem der Autotomie zu tun. Versucht man aber, diese Fähigkeit auch als Resultat einer natürlichen Zuchtwahl zu erklären, die mit individuellen Variationen gearbeitet hat, so treffen die meisten unserer in obigen Seiten gemachten Einwände gegen die Wertigkeit dieser Theorie für die Regeneration auch für die Fälle von Autotomie zu. Im achten Kapitel, in welchem die Theorien der Autotomie mitgeteilt werden, soll dieses Problem ausführlich diskutiert werden.

VI. Kapitel.

Regeneration innerer Organe. Hypertrophie. Atrophie.

Eigentlich ist der Unterschied, den wir zwischen äußeren und inneren Organen machen, ein mehr oder weniger willkürlicher, da ja auch die sogenannten äußeren Organe innere Bestandteile enthalten. Für das praktische Bedürfnis erweist sich diese Unterscheidung indessen als ganz brauchbar, besonders in Hinblick auf die Beziehungen zwischen Regenerationsfähigkeit und Ausgesetztheit eines Organs. Über diesen Punkt werden wir uns offenbar die klarste Einsicht dadurch verschaffen können, daß wir solche Fälle analysieren, wo ein inneres Organ zu regenerieren imstande ist, das unter natürlichen Bedingungen niemals verletzt werden kann, ohne daß der ganze Organismus zugrunde geht. Hier einige Beispiele solcher Fälle: Die Leber, die Milz oder die Niere eines Wirbeltieres sind Organe, die kaum ohne gleichzeitige Vernichtung des betreffenden Tieres verstümmelt werden können. Es muß allerdings zugegeben werden, daß gewisse Krankheiten, meistenteils parasitärer Natur, diese Organe bis zu einem gewissen Grade zerstören können, ohne daß letale Folgen für das Tier einzutreten brauchen, doch sind andererseits solche Fälle nicht eben häufig.

Die eindeutigsten Resultate in dieser Hinsicht haben die Versuche Ponficks (1890) über die Regeneration der Leber bei Hunden und Kaninchen ergeben. Ponfick fand, daß nach Entfernung eines Viertels, der Hälfte, oder, in einigen besonders erfolgreichen Fällen, selbst von drei Vierteln der Leber der zurückbleibende Rest sich im Laufe der nächsten vier bis sechs Wochen stark vergrößerte und in einigen extremen Fällen bis zu der dreimaligen Größe seines ursprünglichen Volumens heranwuchs. Die ersten Veränderungen machten sich schon dreißig Stunden nach der Operation geltend, indem die Leberzellen sich in großer Zahl zu teilen begannen. Die größte Anzahl von Teilungsfiguren fand er um den siebenten Tag herum. Dann nahm ihre Zahl vom zwanzigsten bis fünfundzwanzigsten Tage wieder ab. Einzelne Teilungsfiguren wurden aber noch bis zum dreißigsten Tage angetroffen. Die Mitosen fanden sich im ganzen Gewebe diffus verteilt, und an den Schnittenden durchaus nicht reichlicher als anderswo. Infolgedessen nimmt zwar das ganze Organ an Volumen zu, von einem eigentlichen

Wiederersatz des Fehlenden kann man aber nicht sprechen. Die Wachstumsvorgänge finden in den einzelnen Zellen statt, sodaß der Umfang der verschiedenen Leberlappen bis zur doppelten, dreifachen und oft selbst vierfachen Größe anschwillt. Neue Leberläppchen scheinen nicht gebildet zu werden. Auch die Leberzellbalken nehmen an Umfang zu, indem die Zahl der sie konstituierenden Zellen vermehrt wird. Da, wie gesagt, die Prozesse sich durchweg innerhalb des alten Gewebes abspielen, indem die vorhandenen Leberläppchen und Leberzellbalken sich vergrößern, so wird man diesen Prozeß eher als Hypertrophie denn als eigentliche Regeneration ansprechen müssen.

Kretz sah in einem Falle, wo fast das gesammte Leberparenchym — wahrscheinlich durch einen parasitären Prozeß — zerstört worden war, trotzdem Regeneration eintreten. Wenn hier kein Irrtum vorliegt, wäre es also möglich, daß ein inneres Organ vollständig zerstört werden kann, ohne daß die übrigen Organe direkt in Mitleidenschaft gezogen werden, das Tier also am Leben bleibt.

Die von Ribbert beschriebene Regeneration der Speicheldrüsen vom Kaninchen bildet ein weiteres Beispiel für die Regeneration eines inneren Organs, das diese Fähigkeit besitzt, obwohl es im Naturzustand doch wohl nur sehr selten Verletzungen ausgesetzt ist. Weismann hat bei Tritonen die Hälfte der einen Lunge reseziert. Nach vierzehn Monaten war bei vier Exemplaren ganz sicher kein Wiederersatz eingetreten, während es in einem Falle zweifelhaft war, ob nicht doch ein Wachstum der Lunge stattgefunden hätte. In keinem Falle aber habe sie ihre normale, unten zugespitzte Form wieder erlangt.

Die Regenerationsfähigkeit des Tritonauges ist zuerst von Bonnet beschrieben worden. Er resezierte das rechte Auge eines Tritons zum Teil, und schon nach zwei Monaten war vollständige Regeneration erfolgt. Blumenbach hat im Jahre 1784 den vorderen Teil des Bulbus von »*Lacerta lacustris*« reseziert. Sechs Monate später fand er einen zwar kleineren, aber sonst in jeder Hinsicht normalen Bulbus vor. Philippeaux constatierte, (1880) daß, wenn man nur einen Teil des Auges entfernt, Regeneration erfolgt, reseziert man aber das ganze Organ, so findet kein Wiederersatz statt. Colucci hat die Regeneration der Tritonlinse vom oberen Rande des Augenbechers her beschrieben. Unabhängig davon hat Wolff später dieselbe Entdeckung gemacht, die auch durch neuere Arbeiten von E. Müller (1896), W. Kochs (1897), P. Röthig (1898) und Alfred Fischel (1898) bestätigt worden ist. Der interessanteste und wichtigste Teil dieser Entdeckung ist, daß die Neubildung der Linse vom Irisrande aus erfolgt und nicht wie bei der Embryonalentwicklung vom Ektoderm her. Auf die Diskussion dieses speziellen Punktes wollen wir indessen erst in einem späteren Kapitel eingehen. Es ist mehr wie wahrscheinlich, daß der hohe Grad von Regenerationskraft des Auges nicht auf Rechnung der Ausgesetztheit

dieses Organs geschrieben werden kann. Ich habe unter einer großen Zahl daraufhin untersuchter Salamander keinen einzigen mit verletztem Auge gefunden. Abgesehen davon, daß das Auge schon durch seine Lage gegen Verletzungen sehr geschützt ist, besitzt es ja auch noch in der starken Cornea, die seine Oberfläche bedeckt, einen trefflichen Schutzwall. Auch in Anbetracht des hohen Grades von Kompliziertheit des Baues eines Auges ist seine Fähigkeit zu regenerieren, falls nur ein Teil reseziert worden ist, sowie die Potenz eine resezierte Linse neu zu bilden eine recht bemerkenswerte Eigenschaft. Hier finden wir, glaube ich, die schlagendste Widerlegung der immer wieder vertretenen Behauptung, daß die Regenerationsfähigkeit eines Organes in irgend einer ursächlichen Beziehung zu seiner Ausgesetztheit steht. Unser negierender Standpunkt gewinnt ferner noch durch den Umstand an Gewicht, daß auch gar keine Anhaltspunkte dafür vorhanden sind, daß Tritonenaugen etwa parasitären Erkrankungen besonders ausgesetzt wären. Es sprechen im Gegenteil alle Erfahrungen dagegen.

Auch beim Menschen kann, wie den Ärzten seit langer Zeit bekannt ist, die Linse nach der Staaroperation zuweilen regeneriert werden. Man nimmt an, daß die Regeneration von der Linsenkapsel bzw. von zurückgebliebenen Resten der Linse ausgeht. Welches nun auch der Mutterboden des Regenerates sein mag, die Tatsache, daß überhaupt beim Menschen und wohl ganz allgemein bei den Wirbeltieren, die Linse regeneriert werden kann, ist ein höchst lehrreicher Fall von Regeneration eines inneren Organes. Barfurth hat die Linse bei Hühnchenembryonen entfernt. In einem Falle besaß das Tier nach dem Ausschlüpfen trotzdem eine Linse an der richtigen Stelle. Der Autor nimmt an, daß hier Regeneration eingetreten ist, und zwar wahrscheinlich vom Irisrande aus. Als Kuriosum sei erwähnt, daß nach Aristoteles junge Schwalben ausgestochene Augen neu bilden sollen. Wir werden diese Behauptung allerdings wohl ins Reich der Fabeln verweisen müssen.

Podwyssozki (1886) hat gefunden, daß einige Säugetiere ihre Nieren zu regenerieren vermögen — am besten die Ratte, weniger gut das Kaninchen. Zuerst findet Epithelneubildung statt. Dann senden die alten Harnkanälchen Sprossen in das Bindegewebe hinein, das sich über den Schnitträndern gebildet hat. Eine eigentliche Neubildung von Harnkanälchen und Glomerulis findet nicht statt. Die ganze Regeneration ist nach Podwyssozki viel weniger vollkommen als die anderer Drüsen. Peipers hat diese Befunde nachgeprüft und sie im wesentlichen bestätigt. Insofern hat er sie noch erweitert, als er auch eine direkte Neubildung von Harnkanälchen von den alten Kanälen aus beobachtet haben will.

Podwyssozki und Ribbert haben (1897) gefunden, daß den Speicheldrüsen ein sehr erhebliches Regenerationsvermögen zukommt. Ribbert

entfernte die Hälfte (manchmal sogar noch mehr) von der Speicheldrüse des Kaninchens. Im Laufe von zwei bis drei Wochen entstand dann über den Schnittenden ein Regenerat. In einem Falle hatte er sogar fünf Sechstel des Organes entfernt und schon nach drei Wochen war dasselbe zu seiner vollen Größe wieder herangewachsen. Mikroskopische Untersuchungen lehrten, daß eine reichliche Neubildung von Drüsenläppchen erfolgt war, von denen einige ebenso groß, andere kleiner waren als normale Läppchen. Die jungen Drüsentubuli mit den zugehörigen Endstücken waren aus den alten Tubulis hervorgesproßt, ebenso hatte sich auch das junge Bindegewebe im Anschluß an das alte gebildet. In diesem Fall hatte also echte Regeneration über den Wundrändern stattgefunden, und dazu gesellte sich noch eine Hypertrophie des alten Gewebes. Ribbert glaubt, daß zwischen Regeneration und Hypertrophie eine gewisse Korrelation besteht, der Art, daß, je ausgiebiger der eine Prozeß stattfindet, um so mehr der andere zurücktritt.

Auch noch von anderen inneren Organen als den Speicheldrüsen ist Regeneration bekannt. Gebrochene Knochen heilen, wenn die Fragmente miteinander in Kontakt gehalten werden, zusammen und dabei findet ein gewisses Quantum echten Regenerationsgeschehens statt. Wenn nun auch in diesem Falle an der Vereinigungsstelle neues Knochengewebe gebildet wird, so kann doch den Säugetieren und Vogelknochen nur ein sehr geringes Regenerationsvermögen zugeschrieben werden. Die Heilung gebrochener Gliedmaßen ist hier durchaus an die Bedingung geknüpft, daß die Fragmente miteinander in Berührung gehalten werden, und da dies im Naturzustande selbstverständlich nur ganz ausnahmsweise eintreffen kann, so ist ein Tier mit gebrochenem Bein oder gebrochener Schwinge im allgemeinen wohl dem sicheren Tode geweiht. Es kann also die Fähigkeit gebrochener Knochen unter gewissen Bedingungen zu verheilen, in welcher Höhe der Bruch auch immer stattgefunden hat, nicht infolge der Ausgesetztheit der betreffenden Teile erworben worden sein. Hier haben wir also einen zweiten Fall vor uns, wo eine dem Tier sicher sehr nützliche Einrichtung, ganz sicher nicht durch Naturzüchtung erworben sein kann. Höchstwahrscheinlich besitzen alle Knochen des Körpers die gleiche Fähigkeit — wobei es ganz irrelevant ist, ob sie häufigen äußeren Verletzungen ausgesetzt sind oder nicht.

Auch die Muskeln besitzen die Fähigkeit zu regenerieren. Allerdings sind, abgesehen von den Fällen, wo eine ganze neue Extremität regeneriert wird, speziell über die Regeneration des Muskelgewebes nur wenige Experimente angestellt worden. Immerhin verfügen wir über eine Reihe von Beobachtungen, aus denen ganz sicher hervorgeht, daß auch die Muskeln von Säugern, die doch die ganze Extremität nicht regenerieren können, bis zu einem gewissen Grade regenerationsfähig sind.

Was die Nerven anbetrifft, so ist seit langer Zeit bekannt, daß, wenn ein Nerv durchschnitten wird, sich von dem Schnittende aus ein neuer Nerv entwickelt, und sich in das von dem betreffenden Nerven versorgte Organ zu begeben vermag. Am besten gelingt dieses Experiment, wenn man den peripheren Teil des Nerves in der Nähe des zentralen Stückes beläßt, von dem aus sich der neue Nerv bildet. Ob dieses periphere Ende nur gewissermaßen als Leitseil für das Regenerat dient, oder ob es ihm selbst Material liefert, wie z. B. Zellen für die Nervenscheide, ist noch nicht entschieden. Die meisten Autoren sprechen sich in betreff der Entstehung der neuen Nervenfasern dahin aus, daß der Achsenzylinder über das Schnittende auswächst. Daß nun diese Fähigkeit von jedem einzelnen Nerven durch Naturzüchtung infolge seiner leichten Verletzbarkeit erworben sein soll, erscheint uns schon a priori so unwahrscheinlich, daß es nicht ernsthaft diskutiert zu werden braucht. Sehr wichtig für die Frage der Nervenregeneration sind die von Bethe in jüngster Zeit angestellten Versuche. Wenn ein Stück von einem Nerven gänzlich von dem übrigen Teil desselben abgetrennt und in loco gelassen wird, so entwickelt sich von seinem distalen Ende ein Bündel von Fasern, die Bethe als Nervenfibrillen anspricht. Orientiert man das betreffende Stück verkehrt herum, so entwickeln sich die entsprechenden Fasern gleichfalls von seinem distalen, jetzt also zentral gerichteten Ende. Bethe kommt auf Grund seiner Befunde zu folgendem Schluß:

»Nach diesen Befunden muß es als sichergestellt betrachtet werden, daß ein peripherer, vom Zentrum dauernd abgetrennter Nerv aus sich selber heraus, also autogen, regenerieren kann. Der Nerv besitzt in sich die Fähigkeit, sich nach stattgehabter Regeneration vollständig und bis zur Leitungsfähigkeit zu regenerieren.«

Sollten diese Befunde auch von anderen Autoren bestätigt werden, so wäre damit klipp und klar bewiesen, daß die Regenerationsfähigkeit der Nerven nicht an die Gegenwart der Ganglienzellen gebunden ist, und damit wäre die schon im Jahre 1859 von Philippeaux und Vulpian behauptete autogene Nervenregeneration definitiv bestätigt. Es darf indessen nicht verschwiegen werden, daß die Betheschen Befunde von fast allen Autoren auf das heftigste bekämpft werden, und die scheinbare Unabhängigkeit der Regeneration vom Zentrum auf das Vorhandensein von Anastomosen zurückgeführt wird.

Das Zentralnervensystem der höheren Vertebraten scheint nur eine geringe Regenerationsfähigkeit zu besitzen. Wenn in einigen Fällen auch die Schnittwunden sich mit jungen Zellen bedecken und eine gewisse Menge von Bindegewebe gebildet wird, so ist doch wohl niemals die Neubildung von Ganglienzellen beobachtet worden. Bei niederen Tieren, wie Regenwurm, Planarien und, nach Loebs Befunden, sogar

den Ascidien, kann selbst nach Totalentfernung des alten Gehirns, bzw. des Körperteils, in dem es liegt, ein neues Gehirn gebildet werden. So lehrt denn auch die Prüfung des Regenerationsgeschehens bei inneren Organen, daß es höchst unwahrscheinlich ist, daß zwischen der Regenerationsfähigkeit und dem Ausgesetztsein eines Organes irgendwelche kausalen Beziehungen bestehen. Freilich können ja die inneren Organe gelegentlich durch Bakterien oder Autotoxine geschädigt werden, daß aber derartige Schädigungen häufig genug einsetzen, um eine größere Regenerationsfähigkeit der betreffenden Gewebe zu züchten, ist — selbst wenn man sonst auf dem Boden der Selektionstheorie steht — doch zu unwahrscheinlich, als daß man es in Betracht ziehen könnte. Diese Befunde widerlegen also im Verein mit denen, die im vorigen Kapitel besprochen sind, vollständig die Behauptung, daß zwischen der Regenerationsfähigkeit eines Organes und seiner Ausgesetztheit irgendwelcher Kausalzusammenhang besteht.

Das Unterbleiben der Regeneration.

Wir können also als feststehend betrachten, daß das Prinzip der Naturzüchtung nicht zur Erklärung der Regenerationsfähigkeit herangezogen werden kann. Diese Fähigkeit gehört vielmehr, wie wir schon gesehen haben, zu den primären Eigentümlichkeiten der lebenden Substanz, gehört gewissermaßen bereits in die Definition des Organischen hinein. Und zwar ist die Regeneration eigentlich nichts anderes als die Wiederaufnahme eines temporär sistierten Wachstums. Der Umstand, daß beide Prozesse fast immer von den gleichen Faktoren abhängig sind und unter den gleichen Bedingungen verlaufen, haben uns auf die wahrscheinliche Identität der beiden Vorgänge hingewiesen.

Wenn dies nun aber richtig ist, so scheint die Frage nicht unberechtigt, wieso in so vielen Fällen die Regeneration unterbleibt. Auch hierauf ist eine Antwort — wenigstens für einen großen Teil der Fälle — möglich. Sehr oft wird das Ausbleiben der Regeneration durch einen vorzeitigen Wundverschluß bedingt. Eine offene Wundfläche ist für die Regeneration unerläßlich. Wenn also eine Vereinigung von Organen innerhalb oder über der Wundfläche zustande kommt, so wird dadurch die Regeneration verhindert. Auch durch das Aufeinanderpflanzen von gleichartigen Teilstücken mit ungleichpoligen Schnittflächen wird Regenerationsgeschehen an der Vereinigungsstelle verhindert. Bei Medusen liegt z. B. höchst wahrscheinlich etwas Ähnliches vor und hemmt dadurch die Regeneration. Auch eine zu geringe Größe des regenerierenden Teiles ist, wie wir oft gesehen haben, ein Regenerationshindernis, selbst wenn alle für die Regeneration prinzipiell wichtigen Elemente vorhanden sind. Hier sind vielleicht die Oberflächenspannung oder die inneren Spannungsverhältnisse der einzelnen

Teile zueinander, wie sie in einer Kugel mit kleinem Durchmesser auftreten, von entscheidendem Einfluß. Da die Zellen ihre normale Größe behalten, ist der gegenseitige Druck innerhalb des Systems in diesem Falle vielleicht zu stark, als daß sie ihre typischen Lagebeziehungen einnehmen können. Bei den höheren Vertebraten sehen wir, daß zwar die einzelnen Gewebe ihre Regenerationsfähigkeit behalten, die Regeneration eines ganzen Organs, wie einer Extremität oder eines Schwanzes, dagegen nicht möglich ist. Hierfür eine absolut sichere Erklärung zu geben, ist natürlich nicht möglich. Ich halte es indessen für sehr wahrscheinlich, daß diese Regenerationsunfähigkeit dadurch bedingt ist, daß die einzelnen Teile des betreffenden Organs nicht mit der gleichen Geschwindigkeit regenerieren, so daß die Harmonie des Geschehens verloren geht. Einzelne Gewebe, die unter anderen Bedingungen sich am Neuaufbau hätten beteiligen können, sind, wenn andere das entsprechende Stadium erreichen, schon zu weit spezifiziert, als daß sie es nunmehr noch können und so unterbleibt die ganze Regeneration. Zwei Gewebe besonders scheinen bei den höheren Vertebraten eine hemmende Rolle zu spielen — Knochen und Nerven. Es ist doch recht bezeichnend, daß die Regenerationsfähigkeit gerade da verloren geht, wo die Verknöcherung der bis dahin knorpeligen Extremitäten beginnt. Diesen Übergang finden wir z. B. in der Klasse der Amphibien. Salamander und Kaulquappe regenerieren ihre Beine, ein erwachsener Frosch aber hat das Vermögen hierzu fast, wenn auch noch nicht vollständig, verloren. Dementsprechend regenerieren auch die Nerven beim Salamander sehr rasch und sehr langsam beim Frosch. Bei den Säugern ist die Regeneration der Nerven außerordentlich verlangsamt. Möglicherweise haben inzwischen die anderen Gewebe das Stadium überschritten, indem sie ein neues Organ hätten bilden können und ihre Enden sind einfach zusammengeheilt, bevor Knochen und Nerven zu regenerieren begonnen haben. Vielleicht würde man die Regeneration eines neuen Beines bewirken können, wenn man die Regeneration von Knochen und Nerven beschleunigen könnte.

Hypertrophie.

Hypertrophie oder außergewöhnliche Vergrößerung eines Organes ist eine Erscheinung, die seit langer Zeit die Aufmerksamkeit der Physiologen auf sich gezogen hat. Die interessanten Beobachtungen und Experimente, die auf diesem Gebiete gemacht worden sind, haben auch gewisse, wenngleich nur indirekte Beziehungen, zu dem Problem der Regeneration. Ribbert hat die These aufgestellt, daß die Vorgänge der Hypertrophie und die der Regeneration in einer Art umgekehrten Verhältnisses zu einander stünden. Ich halte es indessen doch für fraglich, ob man berechtigt ist, ein allgemeines Gesetz dieser Art auf-

zustellen. Man unterscheidet im allgemeinen zwei Arten von Hypertrophie, die funktionelle Hypertrophie, die eintritt, wenn sich ein Organ durch starken Gebrauch vergrößert und die Kompensations-Hypertrophie, die darin besteht, daß, wenn ein Organ entfernt worden ist, ein anderes vikariierend eintritt und sich infolgedessen vergrößert. Die Vergrößerung kann ja im letzteren Falle auch dadurch bedingt sein, daß das hypertrophierende Organ nunmehr stärker beansprucht wurde. Indessen braucht das garnicht der Fall zu sein, und ich halte daher die Einteilung für sehr praktisch. Die Ursachen für das Eintreten der Kompensations-Hypertrophie sind nämlich durchaus nicht so einfach, wie man wohl meinen möchte. Es sind eine ganze Reihe von Möglichkeiten dafür beigebracht worden. Die besten Beobachtungen einer solchen Hypertrophie sind beim Menschen und einigen wenigen anderen Säugetierarten gemacht worden.[1])

Unter Hypertrophie versteht man eine solche Vergrößerung eines Organes, die durch Volumzunahme der dasselbe zusammensetzenden Gewebe zustande kommt. Volumzunahme eines Organes durch Wasser oder Serumimbitition ist keine Hypertrophie im Sinne dieser Definition. Virchow unterscheidet zwei Arten von Hypertrophie, erstens die Hypertrophie im eigentlichen Sinne durch Vergrößerung der einzelnen Zellkomponenten; diese Vergrößerung der einzelnen Zellkomponenten führt ja natürlich zu einer Vergrößerung des Volumens des gesamten Organes. Zweitens die Hyperplasie, die durch Vergrößerung der Zahl der Zellen, aus denen das betreffende Organ besteht, zustande kommt, und die gleichfalls zu einer Volumzunahme des Organes führen muß, wenn die Zellen die normale Größe behalten. Die Einteilung nach funktioneller und kompensatorischer Hypertrophie ist eine mehr physiologische. Es kann selbstverständlich sowohl die eigentliche Hypertrophie als auch die Hyperplasie entweder funktionell oder kompensatorisch sein.

Riesen können als hypertrophische Individuen angesehen werden, da ja alle Organe größer als normal sind. Die Vergrößerung ist in diesem Falle nicht auf äußere Ursachen, sondern auf gewisse innere Absonderheiten des betreffenden Organismus zurückzuführen. Ob die Riesenbildung auf die Anwesenheit einer größeren Anzahl von Zellen, was am wahrscheinlichsten ist, oder auf eine Vergrößerung des Volumens der einzelnen Zellen, oder auf beides zurückzuführen ist, ist, soweit mir bekannt, für den Menschen noch unentschieden. Bei *Crepidula fornicata*, einem Mollusken, bei dem größere und kleinere Individuen vorkommen,

---

[1]) Die bekanntesten Beobachtungen finden sich in R. Virchow, Cellularpathologie und in Ziegler, Lehrbuch der Anatomie, zusammengestellt. Eine ausgezeichnete Übersicht über diesen Gegenstand bis zum Jahre 1895 findet sich in einer Zusammenstellung von Ludwig Aschoff in den Ergebnissen der allgemeinen Pathologie, Morphologie und Physiologie 1895 »Regeneration und Hypertrophie«, wo 218 Literaturnummern besprochen werden.

ist nach den Forschungen Conklins (1898) der Größenunterschied rein darauf zurückzuführen, daß die größeren Individuen mehr Zellen enthalten, als die kleineren. In diesem Falle sind äußere Faktoren insofern beteiligt, als sie die Erzielung des Größenmaximums verhindern. Man muß in diesem Falle also vielmehr Normalindividuen von Zwergformen unterscheiden, als umgekehrt Riesen von normalen oder Durchschnittsformen.

Bei *Ascaris megalocephala* hat O. zur Straßen (1898) echte Riesenbildung beschrieben. In diesem Falle beruht der Größenunterschied darauf, daß die einzelnen Zellen der Riesen doppelt so groß sind als normal. Diese Riesen stammen von Rieseneiern, die durch Verschmelzung von zwei Eiern von normaler Größe entstanden sind. Hier sind es also rein innere Ursachen, $1\,^1/_2$ fache Menge von Chromatin und doppelte Menge von Plasma, die die Riesenbildung hervorgerufen haben. Wahrscheinlich spielt die Anwesenheit der doppelten Menge von Plasma eine geringere Rolle bei der Riesenbildung, als die einer $1\,^1/_2$ fachen Menge von Chromatin, da wir ja aus den Untersuchungen Boveris und speziell R. Hertwigs wissen, daß zwischen der Größe der Zellen und der Menge von Chromatin ganz bestimmte Korrelationen bestehen.

Die quergestreiften Muskeln des menschlichen Körpers nehmen an Volumen zu, wenn sie in ganz bestimmter Weise durch Gebrauch beansprucht werden. Man kann dies sehr wohl als Hypertrophie bezeichnen. Die Muskeln von Hand und Arm werden durch Gebrauch stärker, durch Nichtgebrauch schwächer; aber die Fingermuskeln eines Musikers werden nicht stärker, trotzdem sie doch bei Ausübung seines Berufes in hohem Maße beansprucht werden. Muskelzunahme tritt nur dann ein, wenn bei der Tätigkeit des Muskels regelmäßig ein größerer Widerstand zu überwinden ist. Die Faktoren, welche die Vergrößerung bedingen, werden später besprochen werden.

Eines der besten Beispiele für kompensatorische Hypertrophie liefert die Niere. Nothnagel[1]) gibt an, daß bei den Menschen, Kaninchen und beim Hunde nach Herausnahme der einen Niere die andere hypertrophiert. Dies trifft sowohl bei jungen Tieren zu, deren Nieren die volle Größe noch nicht erreicht haben, wie auch bei älteren, bei denen das überbleibende Organ weit größer wird als normal. Bei den erwachsenen Individuen ist die Vergrößerung eines Organs auf eine Hypertrophie — im Sinne Virchows — der Harnkanälchen und ihres Epithels zurückzuführen. Bei den jungen Tieren kommt dazu noch ein hyperplastisches Wachstum, das zu einer Vermehrung der Glomeruli usw. führt. Zahlreiche Experimente haben gelehrt, daß ein Tier

[1]) Nothnagel gibt eine Zusammenstellung der Literatur dieser Fälle bis 1886 in der Zeitschrift für klinische Medizin 1886, Bd. 10 und 11; »Über Anpassung und Ausgleichung bei pathologischen Zuständen«.

nach der Exstirpation der einen Niere grade soviel Harn absondert wie vorher, und zwar sofort nach der Operation, bevor noch die geringste Größenzunahme der einen Niere eingetreten ist. Daraus geht hervor, daß die Niere normalerweise das Maximum ihrer möglichen Arbeitsleistung nicht erreicht. Es ist wichtig, hierzu festzustellen, daß die zurückbleibende Niere natürlich auch mehr Blut erhält als bisher. Nothnagel gibt die Reihenfolge der Vorgänge, die nach der Operation eintreten, folgendermaßen an:

Zuerst Entfernung der einen Niere, dann reichlichere Blutzufuhr nach der anderen, drittens eine Funktionssteigerung und stärkere Sekretion der Niere, viertens durch die Steigerung des Blutzuflusses wird auch die Ernährung der Niere eine reichlichere, fünftens die reichlicher ernährten Zellen werden voluminöser und führen so zur Hypertrophie des Organs. Betrachtet man den Prozeß unter diesen Gesichtspunkten, so fällt damit, meint Nothnagel, alles Geheimnisvolle, das ihm anzuhaften scheint, fort. Die Vergrößerung der Niere scheint eine Anpassungserscheinung zu sein. Sie findet indessen nicht deshalb statt, weil sie etwa nützlich ist, sondern deshalb, weil es bei den durch die Operation gesetzten Bedingungen gar nicht anders geschehen kann. Wir kommen auf diese Ansicht Nothnagels bei Gelegenheit der Besprechung einiger anderer Deutungen dieses Prozesses noch zurück.

Experimente, wie das eben beschriebene, lassen sich am leichtesten an den paarigen Organen des Körpers ausführen, wie Speichel- und Tränendrüsen, die Brüste beim weiblichen, die Hoden beim männlichen Geschlechte. In bezug auf die beiden letzteren Organe, speziell die Hoden, befinden sich die Angaben der einzelnen Autoren im Widerspruch. Doch ist durch die letzten Experimente Ribberts endlich definitive Klarheit über diesen Punkt geschaffen worden. Nothnagel hatte gefunden, daß nach Exstirpation des einen Hoden der andere nicht hypertrophiert. Er führt aus, daß dieses Resultat sich nicht im Widerspruch zu den Erfahrungen bei der Niere befindet, da ja infolge der Entfernung des einen Hodens eine Funktionssteigerung des anderen nicht eintritt. Jeder Hoden arbeitet unabhängig von dem anderen. Dies Resultat beweise, meint er ferner, daß die Hypertrophie keine Anpassungserscheinung, sondern ein rein physiologischer Prozeß sei. Ribbert dagegen meint, daß es sich aus Nothnagels eigenen Tabellen ergäbe, daß der zurückbleibende Hoden doch hypertrophiere. Ribberts eigene Experimente lassen vollends keinen Zweifel darüber bestehen, daß sogar eine ganz beträchtliche Hypertrophie des zurückbleibenden Hodens eintritt. Er benutzte zu seinen Experimenten junge Kaninchen, die von derselben Mutter und beim selben Wurf geboren worden waren. Bei einem Teil derselben wurde nun ein Hoden entfernt und nach einigen Monaten das Gewicht des zurückgebliebenen Hoden mit dem der Hoden der Kontrolltiere verglichen. Bei 16 von den 17 zur Beob-

achtung gelangten Fällen fand er, daß die Einzelhoden jeden von den beiden Hoden der Kontrolltiere um ein beträchtliches an Gewicht übertrafen. In manchen extremen Fällen wog der eine Einzelhoden genau soviel wie die beiden Hoden eines Kontrolltieres zusammen. Es ist wichtig zu konstatieren, daß hier die Volumenzunahme an einem Organ erfolgte, das noch nicht funktionierte, wie die Niere es tut. Ribbert hat auch gezeigt, daß beim Kaninchen nach Entfernung einiger Brustdrüsen die anderen hypertrophierten. Bei jungen, etwa 2 Monate alten Kaninchen wurden in drei Fällen fünf, und in zwei anderen Fällen sogar sieben von den acht Brustdrüsen entfernt. Ribbert fand nebenbei, daß, wenn man die betreffenden Drüsen nicht sorgfältig bis auf den letzten Rest exstirpierte, von den zurückbleibenden Partien aus das gesamte Organ regeneriert wurde. Nach 5 Monaten maß die einzige zurückgebliebene Mamma bei dem einen Tier 6,5 zu 3,8 cm und die entsprechende bei dem Kontrolltier 5,75 zu 3,5 cm. Auch war bei dem Kontrolltier das Drüsengewebe weniger entwickelt. Bei einem anderen Experiment warf das operierte Tier Junge, als es 6½ Monat alt war. Sofort nach der Geburt der Jungen, bevor noch die Drüse funktioniert hatte, wurde das Tier getötet und die einzige Mamma gemessen. Sie war bedeutend größer und stand weiter vor als unter normalen Verhältnissen. Sie maß 9 zu 5 cm. Bei einem Kontrolltier[1]) maß das entsprechende Organ 7 zu 5 cm, die Anzahl der Drüsenschläuche verhielt sich wie 16 bei dem operierten zu 10 bei dem normalen Tier. Diese Befunde sprechen klar und deutlich dafür, daß es sich um eine kompensatorische Hypertrophie handelt, die durch eine hyperplastische Vermehrung der Anzahl der Elemente der Drüse bedingt wird.

Ein weiteres Beispiel von Kompensations-Hypertrophie liefert die nach Exstirpation der Milz eintretende Vergrößerung der übrigen Lymphdrüsen des Körpers. Es existieren auch eine Reihe von Beobachtungen, die lehren, daß nach Entfernung einiger Lymphdrüsen die anderen hypertrophieren. Ziegler[2]) hat eine kritische Übersicht über die verschiedenen Hypothesen und Theorien gegeben, welche für die Ursachen der Hypertrophie aufgestellt worden sind. Nach Cohnheim[3]) ist die Hypertrophie von Knochen, Muskeln, Milz und Drüsen durch eine Hyperämie d. i. gesteigerte Blutzufuhr bedingt. Er meint, daß weder mechanische noch chemische Reize direkt Wachstumsprozesse auslösen können. Recklinghausen[4]) dagegen bestreitet, daß die Hypertrophie irgend etwas mit der gesteigerten Blutzufuhr zu tun habe.

---

[1]) Allerdings nicht von demselben Wurf.

[2]) Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin, Festschrift für Rudolf Virchow, 2. Bd., 1891.

[3]) Vorlesungen über allgemeine Pathologie, Vol. 1, 1882.

[4]) Handbuch.

Samuel[1]) hält die Hypertrophie für eine Folge der Wegnahme oder Schwächung der normalen Wachstumshindernisse und schreibt auch dem Nervensystem einen gewissen Einfluß zu. Klebs[2]) meint, daß drei Faktoren beim Zustandekommen der Hypertrophie zusammenwirken, a) angeborene Eigenschaften, b) Überernährung, c) Entfernung der das Wachstum kontrollierenden Faktoren.

Weigert hält die Hypertrophie gleichfalls für eine Folge der Wegnahme der Wachstumshindernisse und nicht für eine direkte Folge eines Reizes. Er glaubt, daß ein Reiz zwar funktionelle Prozesse auslösen kann, aber niemals Ernährungs- oder Fortbildungsvorgänge. Gute Ernährung könne ein Gewebe allerdings dazu befähigen, das Maximum der ihm eigenen und ihm zukommenden Entwicklung zu erreichen, aber nimmermehr könnten dadurch die »idioplastischen Kräfte« desselben eine Steigerung erfahren. Pickelhering[3] meint, daß Hypertrophie sowohl durch die Wegräumung der Widerstände als auch durch einen Gewebswucherung auslösenden Reiz zustande käme.

Die große Verschiedenheit der Meinungen läßt am besten erkennen, wie wenig wir eigentlich über diesen Punkt wissen, bzw. wie wenig sicher die eigentlichen Ursachen der Hypertrophie durch das Experiment festgestellt worden sind.

Einige der eben ausgesprochenen Ansichten scheinen ja an sich ganz plausibel, doch fehlt immer das entscheidende Experiment und diese Entscheidung bleibt zukünftiger Forschung vorbehalten. Alle diese Ansichten haben also eigentlich nur den Wert zu lehren, mit wie vielen Möglichkeiten wir zu rechnen haben.

Ziegler hat sich in der ersten Ausgabe seines Lehrbuches als erster dahin ausgesprochen, daß die wesentliche Ursache der Hypertrophie in der Wegnahme gewisser Wachstumshindernisse zu suchen sei. Überernährung ist, seiner Ansicht nach, zwar Vorbedingung und Voraussetzung jeglichen hypertrophischen Wachstums, aber die Alleinbedingung ist sie sicherlich nicht. Virchows Ansicht, daß jegliche Verletzung des Körpers oder eines Organs den Reiz für eine Zellproliferation abgibt, wird zwar von manchen Autoren (Stricker, Grawitz usw.) bestätigt, jedoch von den meisten (speziell Cohnheim und Weigert) bestritten und dürfte kaum noch viele Anhänger besitzen. Ziegler führt aus, daß nach seinen und seiner Schüler Arbeiten mechanische, chemische oder thermische Insulte zuerst durchaus keine produktiven Prozesse, sondern im Gegenteil Degeneration der Gewebe und Zirkulationsstörungen, die zu Exsudaten führen, hervorrufen. Die Proliferation in den betreffenden Organen beginnt frühestens nach 8, in der Regel erst nach

[1] Handbuch der allgemeinen Pathologie, 1899.

[2] Allgemeine Pathologie, 2. Bd., 1889.

[3] Über Endothelwucherungen in Arterien. Beiträge zur pathologischen Anatomie, 1900.

24 Stunden. Durch die Verletzung wird also, nach Zieglers Meinung, nicht das betreffende Gewebe selbst zur Proliferation angeregt, sondern nur das Nachbargewebe unter Bedingungen gebracht, die Gewebsneubildung gestatten. Der Ausspruch »Wegnahme gewisser Funktionshindernisse« soll nun nach Zieglers Meinung nicht etwa rein mechanisch aufgefaßt werden. Die einzelnen Lebensprozesse sind ja im einzelnen das Resultat von chemischen Vorgängen und es wird daher a priori wahrscheinlich sein, daß auch die Zellproliferation durch die Anwesenheit gewisser spezifischer Substanzen in der Gewebsflüssigkeit zustande kommt. Derartige Stoffe wirken anregend auf die Funktionen der Zellen und könnten wohl auch regenerative Veränderungen zuwege bringen. Diese Wirkung chemischer Substanzen auf die formative Tätigkeit der Zellen kann man sich theoretisch als auf zweierlei Art und Weise zustandekommend denken. Erstens einmal könnten infolge der Gewebsverletzung chemische Verbindungen von ganz bestimmter Zusammensetzung gebildet werden, die anregend auf die Zellproliferation wirken, oder zweitens könnten gewisse chemische Verbindungen, die die Zellproliferation hemmen, schon normalerweise vorhanden sein, und dann würde der Einfluß dieser Substanzen durch die neugebildeten Substanzen paralysiert und so die Möglichkeit erhöhten Wachstums geschaffen werden. Wir wissen ja von gewissen Einzellern, die ihre Nahrung direkt aus dem umgebenden Medium beziehen, daß ihre Teilungsfähigkeit beschränkt wird, wenn dieses Medium ganz bestimmte chemische Substanzen enthält. Ja, gewisse einzellige Organismen produzieren sogar selbst diejenigen chemischen Substanzen, welche ihre weitere Vermehrung beschränken. Es wäre also zum mindesten sehr wohl denkbar, daß nach gewissen Verletzungen ein Stoff gebildet wird, der fähig ist, die bereits vorhandenen wachstumshemmenden Stoffe zu zerstören; und ebenso ist auch die andere Annahme, daß nach gewissen Verletzungen in loco ein die Zellproliferation anregender Stoff gebildet wird, durchaus diskussionsfähig.

Klebs hat die Idee ausgesprochen, daß die auf der Wundfläche angehäuften Leucocyten möglicherweise als Wachstumsreiz wirken könnten, und zwar so, daß dieselben aufgelöst würden, dann das Nuclein ihrer Kerne mit dem der Gewebszellkerne verschmölze und diese dadurch zur Proliferation angeregt würden.

Ziegler weist aber darauf hin, daß es zwar richtig ist, daß auf der Wundfläche Leucocyten aufgelöst und resorbiert werden, daß eine Kernverschmelzung aber, wie sie Klebs postuliert, noch niemals konstatiert worden ist. Auch die Ansicht Nothnagels, daß die gesteigerte Blutzufuhr und die dadurch bedingte reichlichere Ernährung die Hypertrophie der zurückgebliebenen Niere bedinge, wird von Ziegler bestritten. Er sieht im Gegenteil die Erhöhung der Tätigkeit der Zellen, welche ihrerseits durch die Herbeischaffung größerer Mengen eines bestimmten

chemischen Stoffes, des Harns, nach den secernierenden Zellen hervorgerufen wird, als die eigentliche Ursache der Hypertrophie an. Die Muskeln des Körpers hypertrophieren nach Ziegler infolge ihrer Tätigkeit, nicht aber infolge von erhöhter Blutzufuhr.

Die Zunahme an Kaliber und Wandstärke, die unter gewissen Bedingungen bei den Blutgefäßen zur Beobachtung gelangt, soll hier im Anschluß an die Diskussion über die Probleme der Hypertrophie kurz besprochen worden. Ein Beispiel wird genügen. Nothnagel unterband die *Arteria femoralis* eines Kaninchens. Nach einiger Zeit nahmen dann die dicht unterhalb der Ligatur abgehenden Äste der Arterie, die mittels ihrer Unteräste mit Ästen, die oberhalb der Ligatur abgehen, anastomosierten, an Kaliber bedeutend zu und verstärkten zu gleicher Zeit ihre Wandungen. Nothnagel führt dies darauf zurück, daß nun durch die betreffenden Gefäße in derselben Zeit eine größere Menge Blut fließe, und dieselben daher reichlicher ernährt würden. Andere Autoren deuten den Vorgang anders. Ziegler selbst meint, daß verschiedene Faktoren imstande sind, dieses Resultat zuwege zu bringen. Einmal könnte die reichlichere Nahrungszufuhr allein die Ursache sein; dann aber — und das scheint ihm am meisten plausibel — könnte auch die durch die erhöhte Blutzufuhr erhöhte Inanspruchnahme des Gefäßes seine Vergrößerung bewirken.

Es wird nützlich sein, uns hier daran zu erinnern, daß bei den Regenerationsvorgängen niederer Tiere, wo ja auch sonst weit einfachere Verhältnisse vorliegen, Zellproliferation eintritt, ohne daß auch nur einer der eben als möglich diskutierten Faktoren wirksam ist. Erstens wissen wir, daß Gewebsneubildung eintreten kann, ohne daß eine erhöhte Nahrungszufuhr nach dem betreffenden Organ stattfindet. Ja, sie kann sogar ohne jegliche Nahrungsaufnahme — abgesehen vielleicht von etwaigen in den Geweben aufgestapelten Reservestoffen — vor sich gehen. Bei den Planarien findet nach Entfernung eines Organs, selbst wenn das Tier hungert und an Umfang abnimmt, Zellproliferation statt. Und dazu ist bei vielen niederen Tieren die Zellproliferation eine verhältnismäßig viel stärkere als bei der Regeneration und Hypertrophie von Säugerorganen. Es geht ja allerdings die Zellproliferation viel lebhafter vor sich, wenn die Gewebe gut genährt sind, aber daraus allein geht noch nicht hervor, daß die Anwesenheit von Nahrungsstoffen ein reizauslösender Faktor für die Zellproliferation ist. Die reichliche Ernährung ist nur insofern von einigem Einfluß, als die proliferierenden Zellen hierdurch auf der Höhe ihrer Wachstumsfähigkeit erhalten werden. Bei verschiedenen Tieren, speziell niederen Formen, hat man es in der Hand, sie rascher wachsen zu lassen, indem man sie reichlicher füttert, bzw. ihr Wachstum aufzuhalten, indem man sie hungern läßt. Zeigt dieser Umstand also, daß innerhalb gewisser Grenzen Wachstum eine Funktion der Ernährung ist, so kommt doch

eine Reihe anderer Faktoren hinzu, und jedenfalls existiert immer eine obere Grenze, über die hinaus man das Wachstum eines Tieres auch durch die beste Ernährung nicht treiben kann.

Daß die Anwesenheit bestimmter spezifischer Substanzen die Zellproliferation anregen kann, muß von vornherein als wahrscheinlich angesehen werden. So ist ja z. B. nachgewiesen worden, daß nach Entfernung gewisser Lymphdrüsen die anderen hypertrophieren. Dies muß auf die erhöhte Tätigkeit der betreffenden Drüsen zurückgeführt werden, und diese wird nun wieder wahrscheinlich durch den stärkeren Zufluß bestimmter spezifischer Substanzen ausgelöst. In diesem Falle kann die Hypertrophie ja kaum durch die Wegnahme von rein mechanischen Wachstumshindernissen oder durch den stärkeren Blutzufluß verursacht werden. Die Zunahme des Blutzuflusses wird ja selbst erst dadurch bewirkt, daß die Drüse nunmehr stärker funktioniert wie früher. Es ist also im Falle der Lymphdrüse höchst wahrscheinlich, wenn auch nicht direkt nachweisbar, daß die Hypertrophie durch die Zufuhr spezifischer Stoffe bedingt wird, während bei anderen Organen, z. B. der Niere, der erhöhte Blutzufluß selbst einen reizauslösenden Faktor für die Hypertrophie abgeben kann.

Die Ansicht einiger Pathologen, daß die Hypertrophie bei Regeneration durch die Wegnahme eines rein mechanischen Wachstumshindernisses verursacht wird, kann nicht als eine sehr wahrscheinliche Hypothese angesehen werden. Die Pfropfungsversuche bei Hydra und Lumbriculus lehren, daß Regeneration auch dann eintreten kann, wenn das Wachstumshindernis durch Zusammenheilen der zwei Teilstücke wieder neu gesetzt wird. Diese Befunde, die in einem späteren Kapitel näher beschrieben werden sollen, zeigen deutlich, daß Wachstumssteigerung auf ganz andere Faktoren, als Wegnahme gewisser Hindernisse, zurückgeführt werden muß.

Ein Vergleich mit dem Geschehen bei niederen Tieren zeigt also, daß Zellproliferation auch dann noch stattfinden kann, wenn alle Faktoren, die bei höheren Tieren als Regeneration bzw. Hypertrophie auslösende Ursache angenommen worden sind, wegfallen, mit Ausnahme von dreien. Diese drei Faktoren sind:

1. Die Wirkung bestimmter chemischer Substanzen, sei es durch direkten Anreiz zur Poliferation, sei es durch Paralysierung der früher vorhandenen, wachstumshemmenden Substanzen, wie Ziegler meint.

2. Eine dem Organismus innewohnende Tendenz, sich zu vervollständigen.

3. Die Wirkung des Gebrauches eines Organes.

Der zweite Faktor hat natürlich mit dem Problem der Hypertrophie nichts zu schaffen. Nur in solchen Fällen, wo, wie bei der Leber, die Regeneration durch Hypertrophie des alten Gewebes erfolgt, könnte allenfalls auch der zweite Faktor mit im Spiel sein. Dieser Vorgang

ähnelt ja auch sehr dem, was wir bei niederen Tieren als Morpholaxis beschrieben haben.

Es mag zugegeben werden, daß bei der Hypertrophie gewisse spezifische Substanzen die Ursache sein können, daß ein Organ zu größerer Tätigkeit angeregt wird. Aber kann dies auch in gleicher Weise für die Regeneration behauptet werden? Mit anderen Worten: Können wir beide Probleme als prinzipiell gleich ansehen? Die Frage wird durch zwei Umstände kompliziert, die wir uns an einem konkreten Beispiel vor Augen führen können. Schneidet man ein Stück quer aus einem Lumbriculus heraus, so bildet sich an beiden Schnittenden neues Material durch Zellpoliferation. Wenn wir nun annehmen, daß die Zellproliferation durch spezifische, chemische Stoffe ausgelöst wird, so müssen wir wieder nach neuen Faktoren suchen, welche die Ausdifferenzierung des so gebildeten Gewebes in der Weise beeinflussen, daß am vorderen Ende ein neuer Kopf, am hinteren Ende ein neuer Schwanz gebildet wird. Was also die Hypothese von den spezifischen Stoffen leisten kann, beschränkt sich darauf, die Zellproliferation als solche zu erklären, nicht aber die Bildung neuer Organe. Bei der eigentlich viel wichtigeren Frage nach den Ursachen der typischen Differenzierung läßt sie uns dagegen sowohl bei der Regeneration als auch bei der Hypertrophie im Stich. Schneidet man ein Stück von Hydra heraus, so bildet sich das Stück in toto zu einem neuen Organismus von typischer Formenausgestaltung um. Hier findet Zellproliferation kaum statt. Die eigentlichen Veränderungen gehen fast ausschließlich in dem alten Gewebe vor sich. Es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß man derartige Umwandlungsprozesse mit der Wirkung spezifischer, chemischer Stoffe erklären könnte. Diese Beispiele werden genügen, um zu beweisen, daß die Vorgänge der Regeneration nicht auf die Wirkung ad hoc produzierter oder schon vorher dagewesener chemischer Substanzen zurückgeführt werden können. Wir müssen annehmen, daß während des Regenerationsverlaufes die Bildung der typischen Struktur nicht durch einen Reiz hervorrufen wird, der in irgend einer spezifischen Substanz liegt, die auf das lebende Gewebe wirkt, sondern durch Veränderungen, die in dem lebenden Material selbst vor sich gehen. Wir müssen daraus also schließen, daß trotz der vermeintlichen Gleichartigkeit von Hypertrophie und Regeneration beide Vorgänge doch auf die Wirkung ganz verschiedener Faktoren zurückgeführt werden müssen.

Wenn wir auch zugeben, daß gewisse spezifische Substanzen ein Organ zur Hypertrophie anreizen können, so wissen wir doch nichts darüber, ob diese Stoffe direkt Zellproliferation bewirken, oder ob sie nur das betreffende Organ zu größerer Tätigkeit anregen; mit anderen Worten, ob nicht die Funktionssteigerung ihrerseits die Ursache der Hypertrophie ist. Da man in ersterem Falle für jedes einzelne Organ

einen besonderen spezifischen Stoff supponieren müßte, so scheint es am wahrscheinlichsten, daß die Hypertrophie durch die gesteigerte Tätigkeit und nicht durch einen direkten Reiz bedingt wird. Diese Ansicht gewinnt auch noch dadurch an Boden, daß in den Fällen, wo Muskeln und Gefäße hypertrophieren, die Veränderungen direkt mit dem Gebrauch der betreffenden Organe zusammengehen. Die größere Inanspruchnahme führt zur Steigerung der Zirkulation, aber das Blut unterscheidet sich von dem vorher dorthin geschafften nur durch seine Menge, nicht aber durch seine Qualität. Es muß ja zugegeben werden, daß er schwer ist zu erklären, wie ein Organ allein infolge stärkeren Gebrauchs wachsen soll, denn ein Gewebe nutzt sich ja durch stärkeren Gebrauch nur ab, und wir kennen kein anderes Beispiel, daß sich im Körper ein Organ im umgekehrten Verhältnis zu seiner Abnutzung wieder aufbaut. Andererseits sind uns Prozesse, in denen der Aufbau eines Gewebes durch die Anwesenheit einer großen Menge von Reservestoffen begünstigt wird, um so vertrauter. Von diesem Gesichtspunkte aus mag es sehr verlockend erscheinen, die Hypertrophie mit der gesteigerten Ernährung zu erklären. Indessen lehren doch andere Beispiele wieder, daß ein Organ deswegen noch lange nicht an Volumen zunimmt, wenn es nur reichlicher mit Blut versorgt wird, und daß eine stärkere Inanspruchnahme des Organs Vorbedingung für seine Hypertrophie ist. Es scheint mir also das sicherste zu sein, vorderhand einmal anzunehmen, daß der Gebrauch und die reichlichere Versorgung mit Blut sich in die Hände arbeiten, also beide an dem Ergebnis beteiligt sind. Andererseits tappen wir in bezug auf die Frage über den Zusammenhang von Funktion und Struktur eines Organs noch so sehr im Dunkeln, daß wir uns, wie die obigen Zeilen nur zu klar zeigen, darauf beschränken müssen, nur ganz allgemeine Betrachtungen darüber anzustellen, wie wohl die betreffenden Veränderungen zustande kommen könnten. Indessen sind ja die meisten dieser Vorgänge experimenteller Untersuchung zugänglich, und so können wir hoffen, in nicht zu ferner Zeit etwas mehr darüber zu erfahren, wie die Vorgänge der Hypertrophie zu verstehen sind.

Atrophie.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, uns auf eine ausführliche Diskussion aller der vielen bekannten Fälle von Resorption oder Atrophie von Teilen eines Organes einzulassen. Wir werden uns nur auf einige wenige Beispiele beschränken, die in einem gewissen Zusammenhange mit den in diesem Kapitel diskutierten Problemen stehen. Das frappanteste Beispiel von Atrophie durch Nichtgebrauch ist die Volumenabnahme gewisser Muskeln beim Menschen, wenn sie nicht benutzt werden. Da diese Volumenabnahme immer nur eine vereinzelte Gruppe

von untätigen Muskeln betrifft, während die übrigen in Tätigkeit bleibenden Muskeln desselben Individuums nicht atrophieren, so liegt es nahe, hierin eine direkte Folge des Nichtgebrauches zu sehen. Dieselbe Blutflüssigkeit strömt ja zu allen Teilen des Körpers, und so kann die Atrophie nicht etwa auf das Fehlen oder Vorhandensein spezifischer Stoffe zurückgeführt werden. Die Blutzirkulation innerhalb der unbenutzten Muskel ist allerdings eine geringere, als wenn der Muskel funktioniert. So könnte man also die Atrophie für eine Folge schlechterer Ernährung ansprechen. Es wäre ja auch denkbar, daß die Volumenabnahme der Anhäufung gewisser Substanzen innerhalb des Muskels zugeschrieben werden könnte. Da aber im allgemeinen der Stoffverbrauch im tätigen Muskel weit bedeutender ist als im untätigen, so ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß hierin die Ursache für die Atrophie liegt, wenn es nicht etwa bewiesen werden könnte, daß der tätige Muskel andere Abbauprodukte liefert als der ruhende.

Mangel an Ernährung kann allerdings die Ursache der Atrophie eines Organs sein. Zuerst wird das Fett aufgebraucht und dann folgt bei den Vertebraten successive Abnahme des Blutes, der Muskeln, Drüsen, Knochen und endlich des Gehirns. Gewisse Gifte können gleichfalls bestimmte Organe zum Schwinden bringen, so atrophieren z. B. Thymus, Thyreoidea und Mamma infolge von Jodvergiftung, und gewisse Extensorenmuskeln durch Bleivergiftung. Auch durch Druck kann Atrophie zustande kommen (Chinesenfuß, Schnürleber und Schnürmilz infolge Druck des Korsetts). Im Alter pflegen gewisse Organe physiologisch zu atrophieren: Knochen, Hoden, Ovarien und selbst das Herz. Degenerationsprozesse kommen aber auch schon im jugendlichen Alter vor, so wird z. B. die Thymus der Säuger in den ersten Lebensjahren resorbiert, ebenso wie bei den Kaulquappen der Schwanz und beim Seeigelpluteus die Arme vom restlichen Embryo resorbiert werden. Außerordentlich interessant sind solche Fälle, wo Organe, die an fremde Stellen des Körpers transplantiert werden, resorbiert werden. Fischer transplantierte das Bein eines Hühnerembryos in den Kamm eines Hahnes. Eine Zeit lang wuchs es dort weiter, degenerierte dann aber nach wenigen Monaten. Auch Milz, Niere und Hoden sind transplantiert worden, degenerierten aber immer nach längerer oder kürzerer Zeit. Je voluminöser das betreffende transplantierte Stück ist, mit um so größerer Wahrscheinlichkeit pflegt es zu degenerieren. So kann man z. B. kleinere Hautlappen von einem Individuum auf das andere mit Erfolg transplantieren, und man hat gefunden, daß man um so sicherer Anheilung erzielte, je kleinere Stücke man verwendet. Ribberts letzte Experimente, bei denen er nur ganz kleine Organstücke transplantierte, sind von größerem Erfolg begleitet gewesen als die ersten, bei denen er größere Stücke verwendet hatte. Die größte und erste Schwierigkeit scheint hierbei darin zu bestehen, das transplantierte Stück

genügend mit Blut zu versorgen und so zu ernähren. Ist das Stück nun klein genug, so kann es die zur Ernährung seiner Gewebe nötige Nahrungsmenge so lange direkt aus den anliegenden Geweben beziehen, bis die neuen Blutgefäße sich gebildet haben.

Bei niederen Tieren sind derartige Transplantationsexperimente in der Regel von größerem Erfolg begleitet gewesen, weil hier die aufgepfropften Stücke an und für sich ein zäheres Leben haben. Es ist aber interessant, daß auch hier Teile, die an Stellen des Körpers aufgepfropft werden, wo sie nicht hingehören, meistenteils der Resorption verfallen. Rand hat gezeigt, daß, wenn bei Hydra Tentakel an die unrichtige Stelle zu stehen kommen, wie sich das manchmal bei der Regeneration von Stücken, welche noch alte Tentakel besitzen, ereignet (Fig. 59, A^1 bis A^3), die falsch orientierten Tentakel resorbiert werden, ein Befund, den ich übrigens auch selbst aus eigener Beobachtung bestätigen kann. Bei Hydra stehen die Tentakel in enger Verbindung mit der Leibeshöhle. Die an falscher Stelle auftretenden Tentakel befinden sich also im Punkte der Ernährung nicht unter schlechteren Bedingungen als die normal stehenden, und doch werden sie resorbiert. Rand fand ferner, daß, wenn man das Vorderende einer Hydra auf die Leibeswand einer anderen aufpfropft, das Stück seine Selbständigkeit behaupten kann. Nach und nach rückt es aber nach der Basis des Hydranten, auf den es aufgepfropft war, herunter, um sich dort wieder von ihm zu trennen. Pfropft man sehr kleine Stücke auf, so werden sie in der Regel vollständig resorbiert.

Sehr interessant sind ferner die Befunde von King. Sie spaltete eine *Hydra viridis* auf eine kurze Strecke in der Längsrichtung;[1]) dann wurden zuerst zwei neue Köpfe gebildet, jeder mit den dazu gehörigen zwei Tentakelkränzen. Nach einer kurzen Zeit beginnen dann aber die beiden Köpfe zu verschmelzen, die beiden Mundöffnungen vereinigen sich zu einer einzigen, und die Zahl der Tentakel wird auf die für ein einzelnes Individuum der betreffenden Spezies charakteristische Zahl reduziert. Dies geschieht auf zweierlei Art; entweder werden die überzähligen Tentakel einfach resorbiert, oder aber sämtliche Tentakel verschmelzen je zwei und zwei zu einem einzigen. Der Prozeß beginnt an der Basis der Tentakel und schreitet allmählich zur Spitze vor.

Bei Planarien habe ich eine Reihe ähnlicher Experimente ausgeführt. Spaltet man das hintere Ende durch einen Längsschnitt, der sich ziemlich weit nach vorn erstreckt (Fig. 54, *A*), so vervollständigt sich jede Hälfte selbst. Indessen trennen sich die beiden Individuen nicht, wenn

---

[1]) Wird der Längsschnitt auf eine größere Strecke ausgedehnt, so werden gleichfalls zwei neue Köpfe gebildet, dann aber schreitet die Trennung der beiden Individuen selbständig fort, bis zwei vollständig neue Hydren entstanden sind, was auf Seite 184 im Zusammenhange mit der Entstehung der Doppelbildungen näher beschrieben werden wird.

sie nicht durch einen Zufall voneinander gerissen werden. Schneidet man eins von den Stücken nicht zu nahe an ihrer Vereinigungsstelle ab, so wird ein neues Hinterende regeneriert. Geht der Schnitt jedoch sehr nahe an der Vereinigungsstelle, so wird der Rest von dem anderen Individuum einfach resorbiert.

Resorption von gewissen, an falscher Stelle stehenden Organen bei niederen Tieren kann also nicht auf einen Mangel an Ernährung zurückgeführt werden, speziell nicht bei der Resorption der Tentakel bei Hydra. Man kann den Vorgang entweder so erklären, daß man annimmt, das falsch stehende Organ erhalte nicht genau dieselben Substanzen, eventuell auch nur Nährstoffe, wie sonst, oder man muß ihn auf das Vorhandensein gewisser formativer Regulationen zurückführen. Welche von diesen beiden Hypothesen die richtigere ist, entzieht sich vorläufig noch unserer Kenntnis, und wenn auch jene a priori plausibler zu sein scheint, und diese noch recht unbestimmt ist, so kann trotzdem leichtiglich gerade hierin die wahre Erklärung stecken. Wenn die Ansicht, die ich über die Organisation überhaupt ausgesprochen habe, richtig ist — nämlich, daß man sich die Organisation eines Individuums als ein System von verschiedenen Spannungen, die den verschiedenen Arten von Protoplasma eigen sind, vorstellen muß, so liegt auch hierin vielleicht der Schlüssel zu dem Rätsel, warum falschstehende Organe resorbiert werden müssen.

VII. Kapitel.

Physiologische Regeneration, Regeneration und Wachstum, Doppelbildung, unvollkommene Regeneration.

Während des normalen Lebens eines Tieres werden viele der Gewebe des Körpers teils kontinuierlich erneuert, teils zu ganz bestimmten Perioden ersetzt. Der Ersatz eines Teiles kann entweder durch ein kontinuierliches Wachstum stattfinden, wie es sich bei der Haut und den Nägeln des Menschen verhält, oder der Ersatz kann ein plötzlicher sein, wie z. B. bei der Mauserung der Vögel. Der letztere Vorgang wird allgemein als physiologische Regeneration angesprochen. Natürlich können sehr wohl bei ein und demselben Tiere gewisse Organe kontinuierlich ersetzt werden, während bei anderen der Ersatz in regelmäßigen Intervallen vor sich geht. Bizozzero hat die Gewebe des Menschen in Hinblick auf ihre physiologische Regenerationsfähigkeit in folgender Weise eingeteilt:

1. Gewebe, welche aus Zellen aufgebaut sind, die während des ganzen Lebens abgestoßen und immer wieder neu gebildet werden, z. B. die Parenchymzellen derjenigen Drüsen, welche ein Sekret von ganz bestimmter morphologischer Struktur liefern, wie Hoden und Knochenmark, Lymphdrüsen und Ovarien, dann das Epithel der tubulösen Drüsen des Verdauungstraktus und des Uterus, und die Wachsdrüsen.

2. Solche Gewebe, deren Zellen sich nur während des Embryonallebens und der ersten Zeiten kurz nach der Geburt vermehren, wie die Parenchymzellen von Drüsen mit flüssigem Sekret, also die Gewebe der Leber, Niere, Pancreas, Thyreoidea, sowie die Zellen des Bindegewebes und der Knorpel.

3. Gewebe, bei welchen Zellvermehrung nur in einem sehr frühen Embryonalstadium stattfindet, wie die Zellen der quergestreiften Muskeln und der Nerven. Bei diesen kommt physiologische Regeneration nicht vor.

Es gibt eine ganze Menge wohlbekannter Fälle von periodischem Verlust und Regeneration gewisser Körperbestandteile. Das Haar einer Reihe von Säugern wird im Winter und im Sommer gewechselt. Vögel

mausern sich in der Regel einmal im Jahre; Schnecken häuten sich von Zeit zu Zeit. Das Rotwild wirft jedes Jahr einmal sein Geweih ab und bildet ein neues, das sowohl an Größe, als an Zahl der Sprossen zugenommen hat. In anderen Fällen sind ähnliche Veränderungen mit Erreichung eines bestimmten Lebensalters des Tieres verbunden. Die Milchzähne der Säuger werden zu ganz bestimmten Perioden verloren und neue Zähne gebildet.[1]) Das larvale Exoskelett der Insekten wird von Zeit zu Zeit abgeworfen, und bei jeder Häutung nimmt der Körper an Größe zu. Aber nachdem das Puppenstadium überwunden, und die fertige Imago gebildet ist, kommen keine Häutungen mehr vor. Bei den Krustaceen dagegen häuten sich auch die erwachsenen Individuen von Zeit zu Zeit. Hier ist die obere Wachstumsgrenze weit weniger fest fixiert als bei den Insekten, obwohl auch die Krustaceenlarven durch eine Reihe von Häutungsstadien hindurchgehen.

Ein interessanter Fall von physiologischer Regeneration ist von Balbiano bei einem Einzeller, bei *Stentor*, beschrieben worden. Von Zeit zu Zeit bildet sich auf der einen Seite ein neues Peristom, wandert nach vorn und verdrängt das alte Peristom, welches dann resorbiert wird, wenn das neue an seine Stelle gerückt ist. Bei anderen Infusorien wird das alte Peristom oft vor der Encystierung resorbiert, wenn das Tier dann aus der Cyste herauskommt, hat sich in der Zwischenzeit ein neues gebildet. Schuberg hat festgestellt, daß, wenn *Bursaria* sich teilt, sich an dem aboralen Teilstück das Peristom in derselben Weise entwickelt, wie nach der Encystierung; und Gruber beobachtete, daß auch nach künstlicher Zweiteilung eines Infusoriums das neue Peristom am aboralen Stück sich in derselben Weise neu bildet, wie nach der normalen Teilung des Tieres. Diese Beobachtungen zeigen, daß der Vorgang der physiologischen Regeneration denselben Verlauf nehmen kann, und wahrscheinlich von denselben Faktoren bedingt wird, wie bei der echten Ersatzregeneration.

Tubularia wirft ihre alten Hydrantenköpfe ab, wenn sie ins Aquarium gebracht wird, und regeneriert sich neue. Es kann sogar bei der Überpflanzung in ein Aquarium der ganze Hydrant resorbiert werden, wie Daniel gezeigt hat, und dasselbe kann sich wahrscheinlich auch unter natürlichen Bedingungen ereignen. Nach jeder Regeneration nimmt der neue Stiel hinter dem Kopf an Länge zu. Andere Arten von Hydroidpolypen pflegen ihre Tentakel zu resorbieren, wenn sie in das Laboratorium gebracht werden, und bilden dann im Laufe weniger Tage neue.

Bei Pflanzen, welche ein kontinuierliches Spitzenwachstum besitzen, werden neue Teile immer nur am apikalen Ende des Stammes gebildet,

---

[1]) Bei den Nagetieren besitzen die Schneidezähne während des ganzen Lebens ein kontinuierliches Wachstum.

während die unterhalb liegenden Teile absterben, wie man es am besten bei den Palmen beobachten kann. Die meisten Bäume und Sträucher in der gemäßigten Zone verlieren einmal im Jahre ihre Blätter und bilden neue im Frühling. Da die neuen Blätter sich von neuen Knospen an den Enden des Stammes und der Zweige entwickeln, so kann man eigentlich nur im allerweitesten Sinne von einem Ersatz der alten Blätter sprechen.

Die vorstehende Liste wird zur Genüge dargelegt haben, daß zwischen der physiologischen und der eigentlichen Ersatzregeneration enge Beziehungen bestehen. Soweit wie ich die Sache beurteilen kann, hat es keinen großen Wert, und wird auch unsere Kenntnis der beiden Prozesse nicht sonderlich fördern, wenn wir den einen Prozeß als aus dem anderen entstanden betrachten, zumal die echte Ersatzregeneration phylogenetisch doch sicherlich genau so alt ist wie die physiologische. Damit soll nun nicht etwa gesagt werden, daß nicht alle beiden Prozesse auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sind. Die beiden Vorgänge sind so ähnlich, daß die Naturforscher sehr oft versucht haben, den Vorgang der restaurativen Regeneration von dem der physiologischen abzuleiten. Schon Barfurth hat die Ähnlichkeit der beiden Prozesse miteinander erkannt und spricht von der restaurativen Regeneration als von einer Modifikation der physiologischen und ebenso stellt sich Weismann auf den gleichen Standpunkt. Er sagt: »Offenbar beruht die physiologische Regeneration auf den gleichen Ursachen wie die pathologische, beide gehen vielfach ineinander über und eine wirkliche Grenze besteht nicht zwischen ihnen. Nun finden wir aber grade bei solchen Tierklassen, deren pathologische ‚Regenerationskraft' eine sehr geringe ist, eine ungemein hohe physiologische Regenerationskraft, und dies beweist, daß die geringe Höhe der ersteren unmöglich auf einer dem Organismus innewohnenden allgemeinen Regenerationskraft beruhen kann, daß vielmehr an solchen Teilen des Körpers, welche einer steten oder periodischen Regeneration bedurften, eine solche auch eingerichtet werden konnte, oder mit anderen Worten, daß die Regenerationskraft eines Teiles auf Anpassung beruht.« Nun ist es nach meiner Meinung von vornherein falsch, zu behaupten, »daß bei solchen Tierklassen, die eine ungemein hohe physiologische Regenerationskraft besitzen, die pathologische nur sehr gering ist.« Alles, was wir zu behaupten berechtigt sind, ist, daß in gewissen Fällen, in welchen physiologische Regeneration stattfindet, wie bei den Vertebraten, die pathologische (restaurative) Regenerationskraft nicht so gut entwickelt ist. Aber selbst bei diesen Formen kommt sicherlich auch echtes Ersatz-Regenerationsgeschehen vor, und zwar ganz besonders bei den inneren Organen, wie die Speicheldrüse, die Leber, das Auge, welche äußeren Verletzungen nur wenig ausgesetzt sind. Inwieweit physiologische Regeneration in den Geweben der Niere

niederer Tiere vorkommt, wissen wir bis jetzt mit geringen Ausnahmen noch nicht genau; indessen bin ich überzeugt, daß sie auch hier nicht nur nicht fehlt, sondern sicherlich genau so gut entwickelt ist, wie bei den höheren Formen. Weismanns fernere Behauptung, daß, weil bei einigen Formen die physiologische Regeneration sehr gut, die pathologische aber sehr schlecht entwickelt ist, deswegen die letztere nicht von einer ganz allgemeinen regenerativen Kraft, die dem ganzen Körper zukommt, abhängen kann, ist, meine ich, ganz ohne Bedeutung. Im Zusammenhange damit müssen wir noch auf einen Unterschied zwischen diesen beiden Regenerationsarten aufmerksam machen, auf den auch schon einige frühere Schriftsteller hingewiesen haben: Die Fähigkeit der Zellen eines Gewebes, sich zu vermehren und neue Zellen der gleichen Art zu bilden, hat nämlich, wenigstens in solchen Fällen, in welchen ein Organ aus verschiedenen Arten von Geweben aufgebaut wird, nichts mit der pathologischen oder auch nur der physiologischen Regenerationskraft dieses Organs zu tun. Wenn z. B. das Bein eines Säugers abgeschnitten wird, so sind die alten Zellen zwar imstande, neue Zellen zu produzieren; aber diejenigen Faktoren, welche die Bildung eines neuen Beines zuwege bringen würden, sind entweder nicht vorhanden, oder können, wenn sie vorhanden sind, doch nicht in Aktion treten. Es kann also sehr wohl eine Bildung neuer Zellen von jedem der verschiedenen Teile des Beines eines Säugers stattfinden, ja es kann neues Muskel-, Knochen- und Nervengewebe gebildet werden, und dennoch sind die Bedingungen nicht vorhanden, unter denen die typische Formbildung eines neuen Beines aus den vorhandenen Teilen sich vollziehen kann. Wir können nicht etwa behaupten, daß das Vermögen hierzu nicht existiert, sondern nur, daß es unter den gegebenen Verhältnissen nicht zur Geltung gelangen kann. Die Annahme, daß die physiologische Regeneration der Vorläufer der restaurativen ist, in dem Sinne, daß phylogenetisch jene vor dieser bestanden und die Basis für ihre Entwicklung geliefert hat, kann meiner Meinung nach nicht einmal den Anspruch auf große Wahrscheinlichkeit machen. Wenn man die beiden Prozesse unter einem historischen Gesichtswinkel betrachtet, so bringt man sie in eine schiefe Beziehung zueinander. Wir sehen, daß beide Prozesse bereits bei den einfachsten Formen, den einzelligen Protozoen, stattfinden. Wir finden sie ferner durch das gesamte Tierreich verbreitet, ohne irgend einen anderen Zusammenhang als den, daß sie beide denjenigen allgemeinen Wachstumsgesetzen unterworfen sind, die für jedes einzelne Organ und jedes einzelne Tier charakteristisch sind. Das führt uns dazu, die ganze Frage der Regeneration in ihren Beziehungen zu den Gesetzen des Wachstums zu betrachten.

Regeneration und Wachstum.

Es ist in einigen Fällen, wo äußere Faktoren das Wachstum der Pflanzen oder Tiere in bestimmter Weise beeinflussen, nachgewiesen worden, daß dann dieselben Faktoren eine ähnliche Rolle bei der Regeneration spielen. Die Wirkung der Schwerkraft auf das Wachstum der Pflanze ist lange bekannt, und ebenso hat man gefunden, daß sie als Faktor bei der Regeneration von Pflanzenteilen mitwirkt. Das einzige Tier, bei welchem nachgewiesenermaßen die Schwerkraft eine wichtige Rolle während des Wachstums spielt, ist *Antennularia*, und ebenso hat man gefunden, daß die Schwerkraft auch bei den Regenerationsvorgängen dieses Tieres eine gewisse Rolle spielt. Der Einfluß der Schwerkraft ist nicht nur bezüglich des Wachstums des Regenerats nachgewiesen worden, sondern es scheint auch richtig zu sein, daß sie den Ort des alten Stückes bestimmt, an welchem die Regeneration eingeleitet werden soll. Diese letztere Beziehung ist allerdings nur in wenigen Fällen sicher nachgewiesen, z. B. bei Pflanzen von Voechting und bei *Antennularia* von Loeb. Wir werden daher, bis weitere sichere Fälle nachgewiesen sind, besser tun, die Wirksamkeit dieses Faktors nicht zu sehr zu verallgemeinern. Immerhin scheint es a priori nicht unmöglich zu sein, daß diese Beziehung ganz allgemein gültig ist. Auf welche Art und Weise ein äußerer Faktor die Lokalisation des Regenerats bestimmen, oder wie er seinen Einfluß auf die weitere Entwicklung des Regenerats ausüben kann, wissen wir bis jetzt noch nicht.

Was nun die inneren Faktoren, welche das Wachstum und die Regeneration beeinflussen, betrifft, so tappen wir vollständig im Dunkeln. In den Fällen von Hypertrophie der Niere usw. besteht eine große Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein spezifischer Stoff, der Urin, der normalerweise durch dieses Organ aus dem Blute gezogen wird, auf die einzelnen Zellen so wirken kann, daß ihr Wachstum und ihre Vermehrung, wenn er in überreichem Maße vorhanden ist, zunimmt. Ob nun aber der Urin dies selbst ganz direkt bewirkt oder nur indirekt, indem er die Zellen zu stärkerer Funktion anregt, ist, wie wir gesehen haben, noch vollkommen unentschieden. Daß das Wachstum durch innere Faktoren beeinflußt werden kann, kann wenigstens in einigen Fällen sicher nachgewiesen werden; wenn wir auch über die chemischen und physikalischen Vorgänge hierbei nichts wissen. Einige Experimente, welche ich am Fischschwanz ausgeführt habe, zeigen ganz klar die Wirksamkeit wenigstens eines inneren Faktors. Wenn der Schwanz von *Fundulus* schräg abgeschnitten wird, wie es durch die Linie 2—2 in Fig. 41, *A* angezeigt wird, so bildet sich in wenigen Tagen längs der Schnittenden neues Material. In der ersten Zeit erscheint es längs des ganzen Schnittes in annähernd gleicher Menge. Wenn nun das neue

Gewebe nach und nach an Größe zunimmt, so wächst es stärker an denjenigen Teilen des Schnittes, die der Basis näher liegen (Fig. 41, *C*). Und dieses stärkere Wachstum dauert an der unteren Schwanzseite solange an, bis die abgerundete Form des Schwanzes fertig ist. Legen wir den Schnitt nun so, daß derjenige Teil, der näher der Basis des

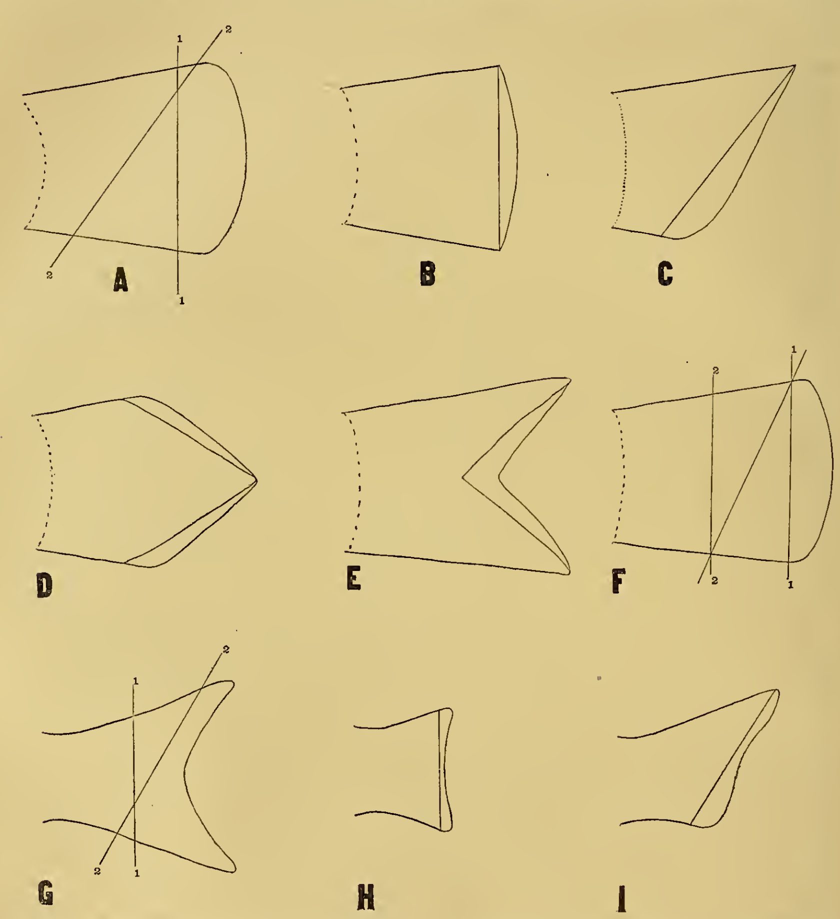


Fig. 41. *A* Schwanz von *Fundulus heteroclitus*. Die Striche markieren die Höhen, in welchen *B* und *C* abgeschnitten wurden. *B* Regeneration nach Vertikalschnitt, *C* nach Schrägschnitt. *D*, *E* Regeneration von zwei schrägen Schnittflächen aus. *G* Schwanz von Stenopus. *H*, *I* derselbe nach Vertikal- resp. Schrägschnitt regenerierend. *F* Erklärung im Text.

Schwanzes liegt, sich an der Oberseite befindet, so ist das Resultat prinzipiell dasselbe. Der obere Teil des neuen Materials wächst rascher als irgend ein anderer Teil. Wenn wir zwei schiefe Schnitte an demselben Schwanz anbringen, wie es Fig. 41, *D* oder 41, *E* zeigen, so

wächst das neue Material in jedem Falle an denjenigen Teilen des Schnittendes, welches der Basis näher liegt, am schnellsten. Man könnte diese Resultate ja auf die bessere Ernährung derjenigen Gewebe, die der Basis des Schwanzes näher liegen, zurückführen. Aber man kann ohne Schwierigkeiten zeigen, daß der Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit an den verschiedenen Stellen des Schnittendes nicht auf diesen Faktor zurückgeführt werden kann. Wenn man z. B. den Schwanz eines Fisches ganz nahe am distalen Ende abschneidet, wie es Fig. 41, *F* 1—1 zeigt, und in einem zweiten Falle ganz nahe der Basis, wie es Fig. 41, *F* 2—2 zeigt, und bei einem dritten Fisch einen Schrägschnitt anlegt, der so verläuft, daß sein oberes Ende von der Schwanzspitze so weit entfernt ist, wie der Schnitt in Fig. 41, *F* 1 und sein unteres so weit wie der Schnitt in Fig. 41, *F* 2, so finden wir, daß die Wachstumsgeschwindigkeit an der ersten, basal gelegenen Schnittfläche weit größer ist, als die an der zweiten mehr distal liegenden, und daß das Wachstum an den unteren Partien der schrägen Schnittfläche zwar genau so rasch erfolgt wie im ersten Falle, in den oberen Partien aber weit langsamer wie im zweiten Falle. Mit anderen Worten: Das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit, die überhaupt für den ganzen Querschnitt erreicht werden kann, kommt nur an seinem unteren Ende zur Geltung, und das Wachstum des Restes des Regenerats wird gehemmt. Noch durch ein anderes Experiment kann ein ähnliches Resultat erreicht werden. Wenn der Gabelschwanz eines jungen *Stenopus chrysops* durch einen Querschnitt abgeschnitten wird, wie es Fig. 41, *G* zeigt, so finden wir, daß zunächst längs des gesamten Schnittendes neues Material in gleicher Menge produziert wird. Bald beginnt das Regenerat an den zwei Spitzen, der oberen und der unteren, rascher zu wachsen, so daß der charakteristische Schwalbenschwanz schon in einem sehr frühen Stadium zur Ausbildung kommt (Fig. 41, *H*) und zwar lange, ehe das Regenerat die Höhe der Kerbe des alten Schwanzes erreicht hat. Schneidet man den Schwanz eines anderen Individuums durch einen Schrägschnitt ab (Fig. 41, *G* 2—2), so finden wir, wie es Fig. 41, *I* zeigt, daß an den zwei Enden des neuen Schwanzes das Wachstum rascher vor sich geht, daß aber von diesen beiden wiederum das untere rascher wächst als das obere. Diese Resultate zeigen ganz klar, daß in irgend einer Weise das Wachstum des Regenerates durch das Bestreben, die typische Form zu erreichen, beeinflußt wird. Das rascheste Wachstum findet an den Stellen statt, an welchen die beiden Lappen des Schwanzes sich entwickeln sollen, mit anderen Worten: Wenn auch die physiologischen Bedingungen die Maximalgeschwindigkeit des Wachstums längs des ganzen Schnittendes gestatten würden, so wird diese Maximalgeschwindigkeit doch nur an den Stellen erreicht, an denen sie einsetzen muß, um die charakteristische Form des neuen Schwanzes hervorzubringen. An allen anderen Stellen wird

das Wachstum gehemmt. Dieselbe Erklärung gilt auch für das raschere Wachstum an denjenigen Teilen eines schräg abgeschnittenen Schwanzes, welche der Basis am nächsten liegen, denn nur auf diese Art und Weise erreicht der Schwanz möglichst bald seine typische Form wieder.

Zeleny findet, daß, wenn beim Schlangenstern zwei Arme entfernt werden, jeder schneller regeneriert, als wenn nur einer entfernt wird. Werden drei entfernt, ist die Regeneration schneller als bei der Entfernung von nur zweien, bei der Entfernung von vieren noch schneller als bei der von dreien. Die Entfernung von fünf Armen hält das Tier nicht aus. Die Deutung dieses Befundes ist noch recht dunkel. Man beobachtet indessen ein ähnliches Verhältnis bei der Amputation von Krebsbeinen. Es kann der Grund, meiner Meinung nach, nicht in der Menge an Nahrung, welche die Regenerate in jedem einzelnen Falle erhalten, zu suchen sein, da ich gefunden habe, daß die Regenerationszeit beim Salamander nach Amputation von ein, zwei oder drei Beinen bei gut gefütterten und hungernden Exemplaren ungefähr die gleiche ist.

Wohl die interessanteste Entdeckung auf dem Gebiete der Wachstumsgeschwindigkeit ist die, daß das Wachstum eines Regenerates, nachdem die distalsten Partien einmal angelegt sind, um so langsamer vor sich geht, je näher dem ursprünglichen Ende der Schnitt geführt worden war. Diese Tatsache ist beim Schwanz vom Regenwurm, Fisch und Salamander von Morgan, beim Bein vom Salamander von Spallanzani und beim Arm vom Seestern von King konstatiert worden. Es liegt hier vielleicht eine Parallele zu dem normalen Wachstum vor, dessen Geschwindigkeit ja auch, wie allgemein bekannt, mit zunehmendem Alter der Organismen abnimmt. Eine sorgfältige Analyse der Regenerationszeiten nach Amputation in den verschiedenen Höhen hat mir gezeigt, daß die Resultate von der Menge an Nahrungsmaterial in jedem Falle nicht abhängig sein können, sondern daß sich hier irgend ein formativer Einfluß — höchst wahrscheinlich chemischer oder physikalischer Natur — geltend macht. Ich habe die Ansicht ausgesprochen, daß Wachstum und Differenzierung der Zellen des Regenerates durch die Zug- und Druckverhältnisse innerhalb des alten und des neuen Gewebes reguliert werden. Mit anderen Worten: Ich meine, daß die chemischen Vorgänge, welche in dem Regenerat stattfinden, durch die Spannungsbeziehungen im alten und neuen Gewebe ausgelöst werden. In dem Kapitel über die Theorien der Regeneration soll diese Ansicht weiter ausgeführt werden.

Daß das Regenerat von dem alten Teil des Schwanzes, aus welchem es hervorsproßt, in ganz bestimmter Weise beeinflußt wird, lehren die folgenden Experimente. Wird der Schwanz etwa in Höhe seiner Mitte abgeschnitten, dann der Stumpf längs bis zu seiner Basis gespalten

und endlich das eine oder das andere der beiden Halbstücke durch einen Querschnitt entfernt, so bleiben zwei halbe Querschnittoberflächen, eine in der Höhe der queren Mittellinie des alten Schwanzes und eine näher seiner Basis. An jeder derselben setzt Regeneration ein, und zwar an jeder unabhängig von der anderen, so daß jede ganz für sich den verlorenen Teil des Schwanzes neu bildet. Daß es sich wirklich so verhält, habe ich bei einem Fisch mit zweilappigem Schwanze nachgewiesen. In diesem Falle bildet jede der beiden Halbschnittflächen nur einen Lappen des Schwanzes. Wiederholt man nun dieses Experiment so, daß man den Längsschnitt nicht medial sondern etwas mehr lateral legt, die eine der beiden Schnittflächen also breiter wird als die andere, so findet man, was sich wiederum am besten bei Fischen mit zweilappigem Schwanz zeigen läßt, daß jede Schnittfläche nur den ihr zukommenden Teil des Schwanzes produziert, auch wenn die beiden regenerierenden Flächen sich garnicht direkt berühren. Es macht also die breitere Schnittfläche einen Lappen und einen Teil des anderen Lappens, und die kürzere den Rest dieses Lappens. Das Resultat bleibt dasselbe, ob die breitere Schnittfläche mehr distal oder mehr proximal liegt, mit anderen Worten: Jeder Teil der Schnittfläche regeneriert einen unvollständigen Teil des neuen Schwanzes im Verhältnis zu seiner Größe und nicht einen ganzen Schwanz von kleinerer Größe.

Ebenso habe ich gezeigt, daß, wenn man bei einem Goldfisch mit einem schwarzen Band am Schwanzende dieses direkt hinter dem Bande abschneidet, das Regenerat zuerst kein schwarzes Band hat, es dann aber nach und nach bildet. Es kann also selbst eine so individuelle und zugleich indifferente strukturelle Eigenart regeneriert werden, obgleich das betreffende Gebilde ganz entfernt worden war. Wenn das Band nicht vollständig entfernt wird, oder wenn der Querschnitt durch die Mitte des Bandes geht, so regeneriert der neue Teil dieses von Anfang an.

Ein anderes Beispiel ergibt sich bei gewissen Experimenten über die Regeneration von *Planaria lugubris*. Schneidet man das hintere Ende direkt vor der Genitalöffnung ab, wie es Fig. 42, *A* zeigt, so entwickelt sich an der vorderen Schnittfläche neues Material, aus welchem sich in wenigen Tagen ein neuer Kopf bildet.[1]) Ebenso bildet sich ein neuer Pharynx in dem neuen Gewebe und zwar direkt auf der Grenze zu dem alten Gewebe. Derselbe liegt also direkt hinter dem neuen Kopf (Fig. 42, *B*). Die Proportionen eines solchen Wurmes sind daher sehr verschieden von denen eines typischen Wurmes, da ja der Kopf viel zu nahe an dem neuen Pharynx und dem alten Genitalporus liegt. Nun bildet sich in der Gegend hinter dem Kopfe und

[1]) Als Kuriosum sei erwähnt, daß Darwin ein ganz ähnliches Experiment, das er an australischen Landplanarien angestellt hat, in seiner »Reise eines Naturforschers um die Welt« berichtet. (1831.)

direkt vor dem Pharynx abermals neues Gewebe, so daß der Kopf immer weiter nach vorn geschoben wird, so lange, bis der neue Wurm vollständig seine charakteristische Proportion angenommen hat. Um dieses Resultat zu erreichen, findet noch eine andere, sehr interessante Regulation statt. Wenn nämlich der neue Kopf fertig ist, beginnt das alte Gewebe an Umfang abzunehmen, so daß es schmaler und dünner wird, ja wenn der Wurm nicht gefüttert wird, so kann er selbst auch in der Länge einbüßen. Wird der Wurm aber gefüttert, sobald der Pharynx sich entwickelt hat, so verliert das alte Stück weniger Material, während das Regenerat mit größerer Geschwindigkeit zu wachsen beginnt.

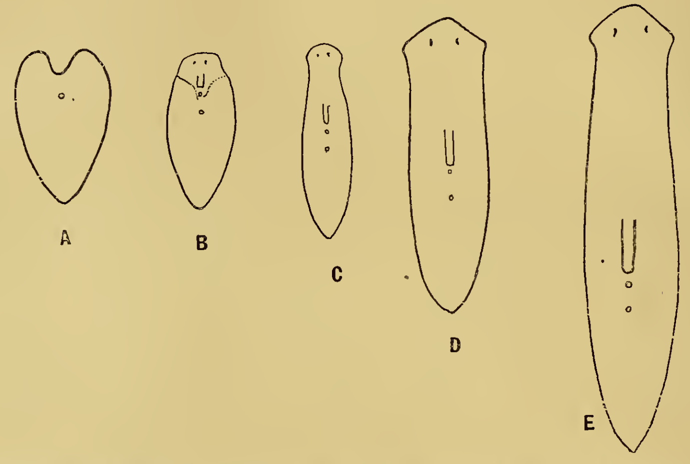


Fig. 42. Hinteres Ende von *Planaria lugubris*, zwischen Genital- und Pharyngealöffnung durchschnitten. Figur links unmittelbar nach der Operation. Die vier Figuren rechts geben ein Bild des Regenerationsverlaufes dieses Stückes (alle vier sind im gleichen Maßstab gezeichnet). Der Wurm erhielt sofort nach Bildung des neuen Pharynx Futter. Die Zeitdauer des Experimentes erstreckt sich vom 17. November bis zum 8. Januar.

Was bei den Regenerationsvorgängen des Wurmes am meisten in die Augen fällt, ist die Bildung von neuem Gewebe in der Gegend hinter dem Kopfe. Das Resultat dieser Neubildung ist, daß der Kopf weiter nach vorn geschoben wird, und so die charakteristische Form des Tieres zustande kommt. Das Interessanteste daran ist nun, daß das Wachstum nicht an dem freien Ende, sondern in der Mitte des Regenerats stattfindet. Nun kann aber auch nur auf diesem Wege, nämlich durch Bildung von neuem Gewebe in der Gegend hinter dem Kopfe, die typische Entfernung des Kopfes vom Pharynx erzielt werden. Es scheint also auch hier wiederum, daß das Wachstum durch Faktoren reguliert wird, welche auf die Erzielung der typischen Form des neuen Organismus hinarbeiten. Ein ähnliches Resultat erhält man durch ein

anderes Experiment bei demselben Tiere. Schneidet man den Wurm schräg in zwei Teile (Fig. 20, *B*) und betrachtet dann die Regeneration des hinteren Endes, so findet man, daß das neue Material zuerst gleichmäßig längs der ganzen Schnittfläche auftritt. Dann beginnt es an der einen Seite stärker zu wachsen (Fig. 20, *B*), an dieser Seite bildet sich dann ein Kopf, dessen Achse rechtwinklig zum Schnittende steht. In dem Maße nun, wie der Kopf größer wird, findet ein rascheres Wachstum an der einen Seite statt, so daß sich der Kopf langsam wieder nach vorn dreht. Dieses schnellere Wachstum an der einen Seite bringt also den Kopf schließlich an seine typische Stelle im Ganzen. Auch hier wiederum ist das Endresultat der ganzen Veränderungsfolge das, daß ein neuer Wurm von typischer Form produziert wird. Macht man den Schrägschnitt hinter dem alten Pharynx, wie Fig. 20, *A* zeigt, so liegt der neue Pharynx, welcher in dem Regenerat in Höhe der Schnittenden erscheint, zuerst schief. Hierdurch wird bewiesen, daß die neue Medianlinie schon sehr früh in dem Regenerat zur Ausbildung gelangt und zwar so, daß sie die Mittellinie des alten Teiles mit dem Mittelpunkt des neuen Kopfes verbindet. Wenn die Gegend hinter dem neuen Kopfe größer und breiter wird, so kommt der Pharynx nach und nach in eine anteroposteriore Richtung zu liegen, und wenn das Regenerat so breit geworden ist wie das alte Stück,[1]) so liegt der Pharynx in der Mittellinie eines symmetrischen Wurmes.

Diese Befunde lehren, daß das neue Wachstum sogar an der einen Seite einer strukturellen Medianlinie rascher vor sich gehen kann, als auf der anderen, wenn dies schnellere Wachstum erforderlich ist, um die symmetrische Form des Wurmes hervorzubringen. Hier also finden wir ganz deutlich wieder einen formativen Faktor am Werke, welcher das Wachstum in den verschiedenen Gegenden des Regenerats so reguliert, daß schließlich eine typische Struktur zur Ausbildung gelangt. Schnelleres Wachstum an der einen Seite hängt also in diesem Falle offenbar mit der relativ geringeren Entwicklung der Organe an dieser Seite zusammen, und vielleicht gilt auch für andere Fälle dieselbe Erklärung. Wenn das stimmt, so würden uns diese Vorgänge immerhin weniger mystisch erscheinen, als wenn man das Wachstum auf einen ganz unbekannten regulativen Faktor zurückführen müßte.

Doppelbildungen.

Es kann vorkommen, daß Organe, welche normalerweise einfach sind, bei der Regeneration in doppelter Anzahl auftreten und in einigen

[1]) Wenn der junge Wurm gefüttert wird, so wird das Regenerat sehr bald so breit, wie das alte Stück; läßt man den Wurm aber hungern, so nimmt das alte Stück an Breite ab, und das Regenerat wächst nicht so sehr wie in dem vorigen Falle.

Fällen ist es gelungen, die speziellen Bedingungen zu erforschen, welche zu ihrer Verdopplung geführt haben. Trembley hat gezeigt, daß, wenn der Kopf einer *Hydra* längs in zwei Teile gespalten wird, jede Hälfte sich selbst vervollständigen kann, so daß ein zweiköpfiges Tier herauskommt. Wenn das Hinterende von *Hydra* längs gespalten wird, so kommt ein Tier mit zwei Füßen zustande. Allerdings können die zweiköpfigen Formen sich nach und nach innerhalb einiger Wochen in zwei Individuen spalten und auch die Formen mit zwei Füßen können ev. einen von diesen Füßen abschnüren, wie das Marschall und King gezeigt haben. Die successive Trennung der beiden Köpfe zu zwei neuen Individuen, wie sie von Trembley und Marschall beschrieben worden ist, ist in letzter Zeit erschöpfend von King studiert worden, welche das Experiment in einer großen Zahl von Fällen mit dem gleichen Resultate wiederholt hat. Man hat früher immer geglaubt, daß die Zerteilung eine rein mechanische ist und durch das Gewicht der beiden Hälften verursacht wird. King hat gezeigt, daß dies nicht der Fall sein kann, denn auch, wenn man die Doppelform mit dem Kopfe nach unten aufhängt, spaltet sie sich in zwei Teile (Fig. 58, *A*). In diesem Falle könnten die beiden Köpfe durch ihr Gewicht höchstens einander genähert, nicht aber getrennt werden. Es kann also die Schwerkraft nicht den Einfluß, den man angenommen hat, haben. Marschall und King haben auch gezeigt, daß, wenn das hintere Ende einer *Hydra* entzwei gespalten wird, die beiden Teile keine Neigung zeigen, sich wieder zu vereinigen. Vielmehr wird in allen Fällen, wo die Stücke bis weit nach vorn hin gespalten sind, ein Teil von dem anderen abgeschnürt, bildet neue Tentakel an seinem apikalen Ende und wird so ein neues Individuum.

Driesch ist es gelungen, eine Tubularia mit zwei Köpfen zu erzeugen, indem er den Stamm auf eine gewisse Strecke hin in zwei Teile spaltete. Jeder Kopf ist in jeder Hinsicht vollständig, und wenn er auch weniger Tentakel hat als ein Kopf, der aus einem ungeteilten Stamme regeneriert, so beträgt doch die Zahl der Tentakel jedes Kopfes mehr als die Hälfte der Norm. Es hängt dies offenbar damit zusammen, daß der Umfang jedes halben Kopfes größer ist als der halbe Umfang des Mutterstammes.

Planarien mit doppelten Schwänzen, die gleichfalls durch teilweise Spaltung erzielt wurden, sind von Dugés und Farradé beschrieben worden, und ebenso kann man durch teilweises Spalten des Vorderendes des Wurmes zwei Köpfe erzielen. Vandeure, Randolf, Bardeen und ich haben dasselbe Resultat erhalten. Jede Hälfte vervollständigt sich selbst über die Schnittenden hinaus und erzeugt ein symmetrisch gebautes Vorderende. Wenn der eine von den Köpfen abgeschnitten wird, so regeneriert er aufs neue. Befindet sich die Verbindungsstelle der Köpfe sehr nahe am Rumpfe, wie in Fig. 43, *A*, so erlangen sie

niemals die volle Größe eines normalen Kopfes. Wenn indessen die Stücke bis weit nach hinten gespalten sind, so daß jeder Kopf ein langes Hinterende hat, so kann jeder fast genau so groß werden, wie der ursprüngliche Kopf war (Fig. 43, *B*). Wir sehen, daß in diesem Falle wieder die Entfernung der Vereinigungsstelle der beiden Köpfe vom Vorderende auf das Wachstum des Regenerats einen ganz bestimmten Einfluß ausübt. Befindet sich das Regenerat nahe der Vereinigungsstelle, so beschränkt die geringere Größe desselben das Wachstum des neuen Kopfes. Wenn aber die Gegend der Vereinigung weiter abliegt, so kann der Kopf fast bis zur vollen Größe heranwachsen, ohne daß die Gegend, in welcher die beiden Köpfe vereinigt

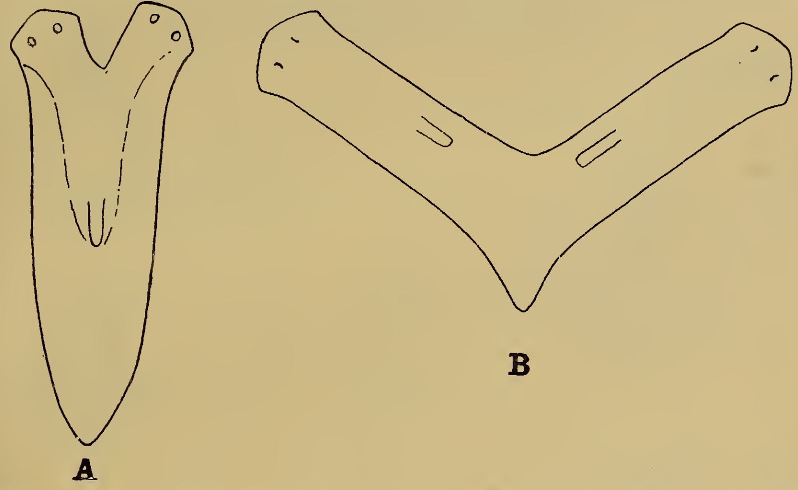


Fig. 43. *Planaria lugubris*. *A* Operation ähnlich wie in Fig. 22. Es sind zwei Köpfe von annähernd halber Größe gebildet. *B* Wurm, der bis dicht hinter den Pharynx gespalten wurde. Die beiden neuen Halbwürmer sind etwas größer wie ein halber Wurm.

sind, irgend welchen Einfluß auszuüben vermag. Beim Seestern hat King gefunden, daß, wenn ein Arm längs gespalten wird, jede Hälfte sich ev. lateralwärts vervollständigt und so ein doppelter Arm gebildet wird. Ein überzähliger ganzer Arm kann erzeugt werden, wenn man die Scheibe zwischen zwei Armen teilweise spaltet. Wenn man die Schnittenden sich nicht vereinigen läßt, so bildet sich ein neuer Arm aus jeder der beiden Schnittflächen (Fig. 39, *E*). In diesem Falle kann die Entwicklung des neuen Armes nicht auf eine immanente Regulationspotenz der typischen Form zurückgeführt werden, da ja ein sechster Arm nicht zur typischen Struktur des Seesterns gehört. Das Resultat muß von anderen Faktoren abhängen. Man könnte sie z. B. auf die Gegenwart einer offenen Schnittfläche in einer Gegend, wo die Zellen die Potenz besitzen, einen neuen Arm zu bilden, zurückführen.

Barfurth hat bei der Kaulquappe einen Doppelschwanz erzielt und zwar durch folgende Methode: Man sticht eine heiße Nadel an einer Seite des Schwanzes ein und zwar so, daß Chorda und Nervenrohr mit verletzt werden. Dann wird der Schwanz direkt hinter der Verletzungsstelle abgeschnitten. Vom Schnittende aus entwickelt sich ein neuer Schwanz und ebenso kommt es in manchen Fällen vor, daß sich außerdem noch ein neuer Schwanz an der Seite bildet, wo die Chorda durch die heiße Nadel verletzt worden war. Die Verletzung der Chorda und die Entfernung von Geweben in ihrer Umgebung führen zu Zellproliferation, um welche herum sich neues Gewebe bildet und einen neuen Schwanz erzeugt.

Eidechsen mit doppeltem Schwanze sind oft beschrieben worden[1]) und es scheint jetzt, daß alle diese Fälle auf Verletzung des normalen Schwanzes zurückgeführt werden müssen. Tornier hat experimentell doppelte und selbst dreifache Schwänze erzeugt. Bricht man das Ende des Schwanzes ab und verletzt dann den Stummel nahe der Bruchstelle, so können zwei Schwänze regeneriert werden, einer von dem abgebrochenen Ende und der andere von der Stelle, wo der Schwanz verletzt worden ist. Unter natürlichen Verhältnissen kann das passieren, wenn der Schwanz teilweise abgebissen, und das Ende des Schwanzes zur selben Zeit abgeworfen worden ist. Ein regenerierter Schwanz kann einen weiteren erzeugen, wenn er verwundet wird. Eine dreischwänzige Eidechse kann erzielt werden, indem man den Schwanz abschneidet und dann proximal von der Bruchstelle zwei Verletzungen setzt. Zwei von diesen Schwänzen können von derselben Hauthülle bedeckt werden, wenn sie nahe beieinander entspringen, wie das Fig. 44, *B* zeigt. Eidechsen mit zwei oder drei Schwänzen können auch noch auf anderem Wege erzielt werden. Wenn man den Schwanz sehr schräg abschneidet, so daß dabei zwei oder drei Wirbel verletzt werden, so bildet sich von jedem der verletzten Wirbel aus ein Knorpelrohr, welches die Achse eines neuen Schwanzes bildet. Tornier nimmt an, daß diese Regeneration das Resultat der Reaktion ausschließlich derjenigen Gewebspartien ist, in welche die Verletzung gesetzt worden war. Aber es scheint mir nicht, als ob das eine genügende Erkläi ung wäre. Tornier ist es auch gelungen, experimentell doppelte Gliedmaßen bei *Triton cristatus* zu erzeugen, und zwar auf folgende Weise. Das Bein wird nahe dem Körper abgeschnitten. Nachdem sich dann über dem Schnittende neues Gewebe gebildet hat, wird ein Faden ganz fest über die Mitte der Regenerationsknospe gelegt. Wenn nun das neue Material auszuwachsen beginnt, so wird der Faden angespannt und so das Gewebe in zwei Teile zerschnürt. Jedes dieser beiden Teile bildet dann ein Bein für sich (Fig. 44, *D*). Die Sohlen der beiden Füße des Individuums,

---

[1]) Literatur bei Fraisse.

das in Fig. 44, *D* abgebildet ist, sind gegeneinander gerichtet. Das Femur ist an seinem distalen Ende gegabelt und an jedes Ende fügt sich der untere Teil eines Beines an. Die Knochen dieser beiden Komponenten sind in der Gegend des Knies verschmolzen, so daß nur die Füße für sich allein bewegt werden können. Dieselbe Methode, welche dazu dient, einen doppelten Schwanz bei der Eidechse zu produzieren, kann

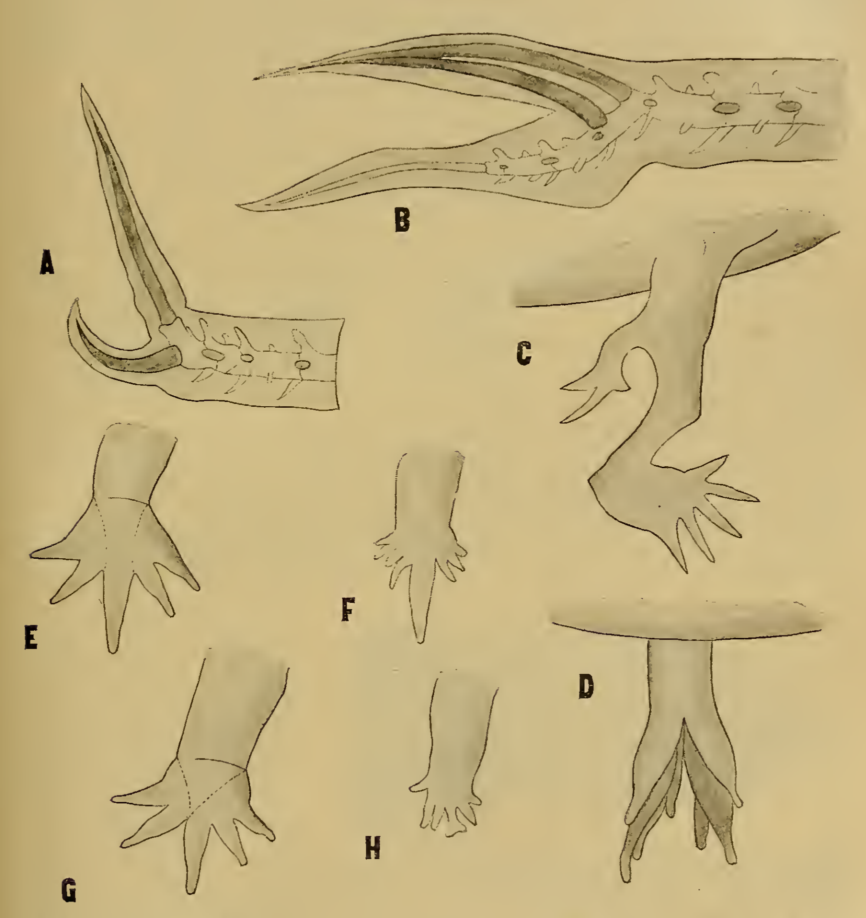


Fig. 44. Nach Tornier. *A Lacerta agilis.* Nach unvollständigem Abbrechen des alten Schwanzes entwickelt sich an der Bruchstelle ein zweiter Schwanz, der alte Schwanz bleibt gleichfalls erhalten. *B* dreischwänzige Form. Zwei Schwänze liegen innerhalb derselben Hautumhüllung. Der alte Schwanz war abgeschnitten (und ist von der Schnittfläche aus wieder regeneriert) und proximal davon zwei Wirbel verletzt worden. *C* überzähliges Bein bei *Triton cristatus*, durch Verwundung des Femurs erzeugt. *D* Doppelfuß von *Triton cristatus*, durch Einschnürung der Regenerationsknospe mittels eines Fadens erzeugt. *E* Fuß von *Triton cristatus.* Die punktierte Linie zeigt die Richtung des Amputationsschnittes. *F* Regeneration desselben. *G* anderer Operationsmodus. *H* Regeneration desselben.

auch angewendet werden, um bei *Triton* ein doppeltes Bein zu erzielen. Das Femur wird in der Nähe des Hüftgelenkes gebrochen und die Weichteile werden oberhalb der Bruchstelle eingeschnitten. Dann, oder besser noch einige Zeit später, wird das Bein unterhalb der Bruchstelle amputiert. Dann regeneriert ein neues Bein von dem Schnittende aus und zur selben Zeit wächst ein anderes Bein von der Bruchstelle des Femurs aus. Dasselbe Resultat erzielt man, wenn man das Femur in der Gegend des Hüftgelenkes so einschneidet, daß es stark verletzt wird. Später schneidet man dann das Bein hinter der Verletzungsstelle ab. Es regeneriert dann ein doppeltes Bein.

Auch Füße mit überzähligen Fingern können durch künstliche Wunden erzeugt werden. Schneidet man den ersten und zweiten, und dann den vierten und fünften Finger ab, wie es durch die Linien in Fig. 44, *E* angedeutet wird, so daß ein Teil des Tarsus, der Tibia und der Fibula mit abgeschnitten werden (der Mittelfinger bleibt dann an der zurückbleibenden Mittelpartie des Tarsus erhalten), so entstehen aus der Wundfläche mehr Zehen als entfernt worden sind, wie Fig. 44, *F* zeigt. Dieses Resultat kann man auch noch auf andere Weise erzielen. Wenn der erste und zweite Finger durch einen Schrägschnitt, Fig. 44, *G*, abgeschnitten werden, und dann, nachdem die Wunde geheilt ist, der dritte, vierte und fünfte Finger auch noch durch einen Schrägschnitt so abgeschnitten werden, daß jedesmal auch noch ein Stück vom Tarsus mit fortgenommen wird, so regenerieren mehr Zehen als abgeschnitten waren (Fig. 44, *H*).

Tornier vermutet, daß die doppelten Füße, welche man manchmal bei Embryonen von Säugern findet, durch eine Faltenbildung des Amnions zustande gekommen sind, welche das sich bildende junge Bein in der Mitte zusammenschnürte, genau wie man ja auch künstlicher Weise bei *Triton* ein doppeltes Bein erzielen kann, indem man beim Beginn der Regeneration einen Faden über das auswachsende Ende des Regenerats spannt.

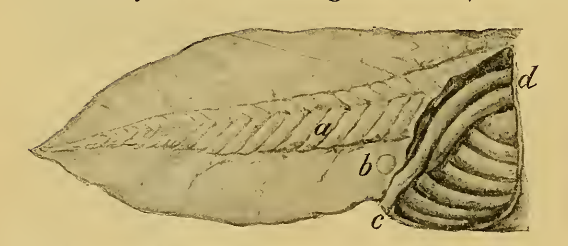


Fig. 45. Hinterende der Larve von *Pelobates fuscus*. *a* Schwanzwirbelsäule, *b* Hinterextremitätenanlage, *c* After. Nach Tornier.

Eine Reihe hochinteressanter Experimente hat Tornier in letzter Zeit an der Larve der Knoblauchskröte, *Pelobates fuscus*, angestellt.[1]) Zur Zeit, wenn die erste Anlage der hinteren Extremitäten als kleine

---

[1]) Zu diesen Experimenten war Tornier durch seine zahlreichen Beobachtungen über das Vorkommen überzähliger Becken speziell bei Enten und Hühnern angeregt worden.

kreisförmige Zellwucherung (Fig. 45) auftritt, schnitt er mit einem einzigen Scheerenschlag die beiderseitigen Hintergliedmaßenanlagen in je zwei Teile. Nun enthalten diese Anlagen nicht nur die Elemente für die späteren Gliedmaßen selbst, sondern auch für je eine Beckenhälfte. Durch die Operation wurde nun, wie das Fig. 46 zeigt, bei jedem Tier an jeder seiner Beckenbezirksanlagen die obere Kappe losgelöst, d. h. die darin enthaltene Anlage einer Beckenhälfte (*gh*) im oberen Teil längs durchschnitten (im Verlauf der Punktlinie *s*—*s*).

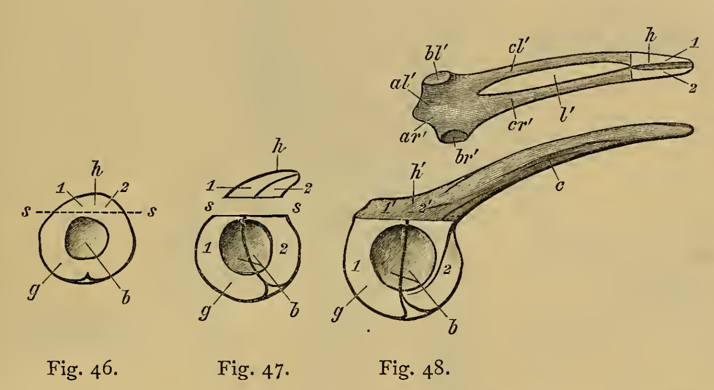


Fig. 46—48. Schematische Beckenanlagen von der Pelobateslarve. *g* unterer Beckenabschnitt, *h* obere Beckenkappe, *1* Sitzbein, *2* Darmbeinanlage, *a* Beckenkörper, *al'* linker Beckenkörper des überzähligen Beckens, *ar'* rechter, *b* Pfanne, *bl'* linke, *br'* rechte Pfanne des überzähligen Beckens, *c* Darmbeinflügel. *cl'* linker, *cr'* rechter Darmbeinflügel des überzähligen Beckens. Nach Tornier. (Das regenerierte Gewebe ist dunkel gehalten.)

Die abgeschnittene obere Kappe jeder derartig behandelten Beckenanlage hat nun die Tendenz, an ihrer Wundfläche ein ganzes, überzähliges Becken zu bilden, während die untere Hälfte nur das Fehlende regeneriert ($h = h^1$). Auf diese Weise kann es vorkommen, daß eine einzige Knoblauchskröte sechs Hintergliedmaßen erhält, wie das Fig. 49 zeigt.

Die beiden Extremitäten des überzähligen Beckens haben das Bestreben, voneinander frei zu bleiben und ein normengleiches Symmetrieverhältnis miteinander einzugehen, das heißt also, rechte und linke Extremität des Beckens zu bilden. Diese überzähligen Becken sind entsprechend ihres geringeren Anlagematerials stets kleiner als das echte Becken. Mit ihrer Längsachse liegen diese überzähligen Becken in derselben Ebene wie das echte Becken (Tornier konnte nur eine einzige Ausnahme konstatieren). Mit der Querachse liegen die überzähligen Becken entweder auch wie das echte (Fig. 50) oder aber mehr oder weniger senkrecht zu demselben (Fig. 51—53). Doch geschieht die Drehung um die Längsachse herum immer nach außen hin und

Fig. 49. *Pelobates fuscus* mit sechs Hinterextremitäten. *r* rechte, *l* linke Stammextremität. *r'* überzählige rechte, *l'* überzählige linke Extremitäten. Nach Tornier.

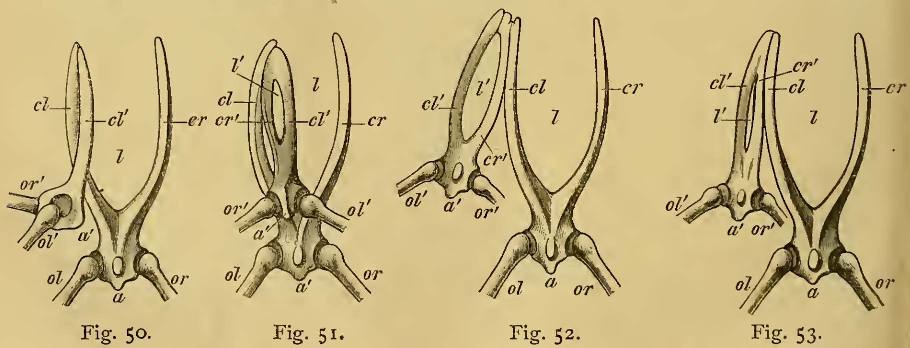


Fig. 50—53. *Pelobates fuscus.* Stellungen von Stamm- und überzähligen Becken zu einander. Fig. 50. Beide Becken gleichgerichtet. Fig. 51. Beide Becken in Winkelstellung. Fig. 52. Winkel von 90°. Fig. 53. Winkel von 180°. Bezeichnungen wie Fig. 46—48. Nach Tornier.

zwar bis zu einem Winkel von weit über 90°, ja manchmal sogar bis zu 180° (Fig. 53).

Überzähliges und Stammbecken sind entweder unabhängig voneinander oder mehr oder weniger miteinander verwachsen. Die überzähligen Becken sind natürlich nicht immer vollständig vorhanden, sondern häufig nach der oder jener Richtung defekt. Es kann z. B. eine Hälfte ganz fehlen oder doch nur rudimentär entwickelt sein. Während die korrespondierenden Gliedmaßen ein und desselben Beckens in der Regel das Bestreben haben, sich unabhängig zu erhalten, kommen Verwachsungen zwischen einer Extremität des echten Beckens mit der benachbarten eines überzähligen relativ häufig vor. Den Grund dafür, daß an den überzähligen Gliedmaßen und oft auch an den mit ihnen verwachsenen Stammgliedmaßen Verbildungen, Entwicklungshemmungen und Verkrüpplungen nicht selten vorkommen, erblickt Tornier darin, daß grade die überzähligen Gliedmaßen häufig in der Schlagrichtung des Schwanzes liegen. Die Aktion des Schwanzes soll also der eigentliche entwicklungshemmende oder störende Faktor sein. In der Tat vermag Tornier nachzuweisen, daß die Verbildungen nicht etwa schon mit der ersten Anlage auftreten, sondern erst später, wenn die Gliedmaßen eine gewisse Entwicklungsgröße erlangt haben, so daß sie in ihrer Ausdehnung durch den Schwanz ganz augenfällig behindert werden.

Die häufige Verdrehung der überzähligen Becken um die Längsachse herum führt Tornier auf Wachstumskonkurrenz mit dem Stammbecken zurück, da die Darmbeinflügel beider sich mit dem Kreuzbeinflügel zu vereinigen trachten. Hierbei wird das überzählige Becken entweder ganz bei Seite geschoben; dann bleibt es gleichgerichtet wie das Stammbecken, oder aber der echte Darmbeinflügel ist dazu nicht imstande, dann werden die beiden überzähligen Darmbeinflügel bis zur Spitzenberührung zusammengedrückt und das so gebildete Stiefelbecken mehr oder weniger um die Längsachse gedreht.

Das interessanteste Moment an diesen Befunden ist jedenfalls die Potenz der oberen Beckenkappe, ein g a n z e s Becken zu bilden. Wir müssen annehmen, daß diese Fähigkeit normaler Weise durch die Anwesenheit der unteren Beckenhälfte in Schranken gehalten wird. Wieder ein Beweis, daß selbst in einer hochspezialisierten Anlage viel mehr Potenzen vorhanden sein können als faktisch zur Entwicklung gelangen.

In vielen Fällen, bei welchen die Doppelbildung die Folge einer Längsspaltung in der Mittellinie ist, geht die Ergänzung der beiden Teile genau so vor sich, als wenn die betreffenden Teile gänzlich voneinander getrennt gewesen wären. Das einzige Spezialproblem, das wir bei Beispielen dieser Art vorfinden, ist, wieso diese Verdoppelung überhaupt möglich ist, trotzdem das Stück ein Teil des Restes des übrigen Organismus bleibt. Es lehrt dies, daß die ver-

schiedenen Teile des Körpers eine sehr große Unabhängigkeit von der Gesamtorganisation besitzen und daß es oft rein lokale Faktoren sind, die zur Erzeugung überzähliger Gebilde und Doppelstrukturen führen. Ein sehr interessantes Gesetz über die Symmetrieverhältnisse der Regenerate zu ihrer Nachbarschaft glaubt Tornier aus seinen zahlreichen Beobachtungen über überzählige Gliedmaßen ableiten zu können: »Ein Regenerat wird von seiner unmittelbaren Nachbarschaft derart beeinflußt, daß diese den Symmetriecharakter bestimmt, den das Regenerat einnehmen muß, indem sie es zwingt, mit ihm ein Symmetrieverhältnis einzugehen. Stoßen also zwei aus einer Wunde stammende Regenerationskegel beim ersten Entstehen sofort aneinander, so bilden sie zueinander ein Symmetrieverhältnis aus; sind sie dagegen bei ihrem Entstehen völlig unabhängig voneinander, so treten sie nicht zueinander, sondern zur benachbarten Stammpartie in ein Symmetrieverhältnis.«

Während der letzten Decade ist es oft gelungen, dadurch Doppelmißbildungen künstlich zu erzeugen, daß man die ersten beiden Blastomeren unvollständig voneinander trennte. Driesch, Loeb und andere haben nachgewiesen, daß, wenn die ersten beiden Zellen des Eies vom Seeigel unvollständig getrennt werden, jede einzelne einen einfachen Embryo bilden kann. Die beiden Embryonen bleiben dann miteinander verbunden. Wilson hat gezeigt, daß man dasselbe Resultat bei *Amphioxus* erhält, wenn man die ersten beiden Zellen durch Schütteln voneinander trennt. Schulze hat gefunden, daß, wenn man ein Froschei im Zweizellenstadium in umgekehrter Lage fixiert, das heißt mit der weißen Hemisphäre nach oben, jede der beiden Blastomeren einen ganzen Embryo aus sich hervorgehen lassen kann. Diese zwei Embryonen bleiben dann auf die eine oder die andere Weise miteinander verbunden, wie das Fig. 63 zeigt. In diesem Falle scheint es, daß die Resultate der Umlagerung des Dotters in jeder der beiden Blastomeren zuzuschreiben sind, indem durch diese Umlagerung die homologen Teile der beiden Blastomeren getrennt werden. Moszkowski hat diesen Vorgang näher studiert und führt die in diesem Falle auftretende Doppelbildung darauf zurück, daß durch das Abströmen des Dotters in jeder der beiden Blastomeren die im Ei ursprünglich vorhandene Symmetrieebene zerstört, und in jeder der beiden Blastomeren eine neue Symmetrieebene gebildet wird. Auf diese Weise soll nach seiner Meinung das Ei statt einer zwei Stellen erhalten, an denen zu gleicher Zeit die ersten Differenzierungsvorgänge ausgelöst werden. Wir werden diesen Punkt weiter unten noch ausführlich zu besprechen haben.

Bei Seeigelei und beim Ei von *Amphioxus* kann die Schwerkraft einen ähnlichen Einfluß auf das Ei nicht ausüben. Hier müssen die Resultate wohl auf eine mechanische Trennung der beiden Blastomeren zurückgeführt werden. Diese Fälle von Doppelbildung, welche aus

einem in der Furchung begriffenen Ei hervorgehen, gehören offenbar in ganz dieselbe Kategorie von Erscheinungen, wie die oben bei erwachsenen Formen beschriebenen. Die Ähnlichkeit ist besonders in solchen Fällen frappant, wo Stücke durch Morpholaxis regenerieren.

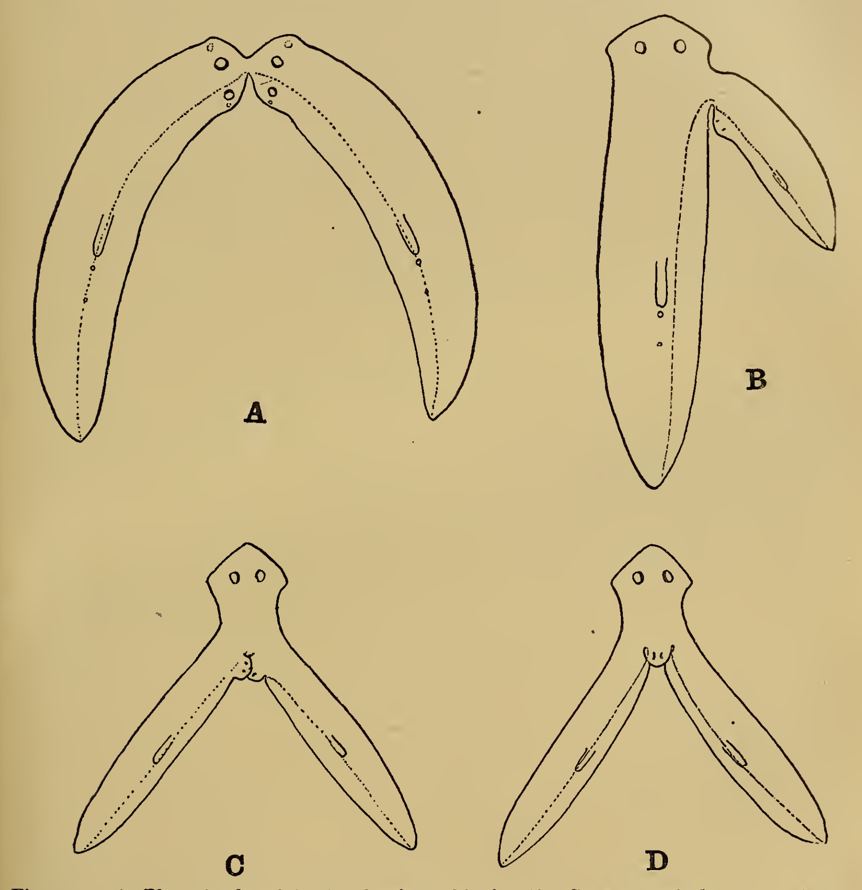


Fig. 54. *A Planaria lugubris* durch einen bis in die Gegend zwischen den Augen reichenden Längsschnitt gespalten, regeneriert zwei Halbköpfe. *B* dasselbe Tier, an dem seitlich von der Mittellinie ein Stück längs abgetrennt wurde. Das kleinere Stück bildet einen neuen Kopf. *C Planaria maculata*, in zwei Teile gespalten, bildet zwei neue Köpfe in dem Winkel. *D* dasselbe, nur daß bloß ein Kopf in dem Winkel gebildet wird.

Im Zusammenhange mit der Produktion von Doppelbildungen könnte noch eine besondere Methode der Bildung zweier Köpfe erwähnt werden, welche zuerst von van Duyne bei *Planaria* entdeckt ist. Er fand, daß, wenn das Tier längs der Mittellinie in zwei Teile geschnitten wird, sodaß die beiden Hälften nur an den Kopfenden vereinigt bleiben, wie das Fig. 54, *C* und *D* zeigen, sich in dem Winkel zwischen den beiden

Hälften ein oder selbst zwei neue Köpfe bilden können. Ich habe das Experiment mit demselben Resultat wiederholt und habe gefunden, daß man es auch dann erhalten kann, wenn man ein Stück lateral von der Mittellinie des Körpers längs abspaltet, wie das Fig. 54, *B* zeigt. In van Duynes Experiment bilden sich zwei Köpfe nur dann, wenn man den Schnitt sehr weit nach vorn führt. Führt man aber den Schnitt bis in die Gegend zwischen den beiden Augen, dann kann nach meinen Erfahrungen auf jeder Seite ein neues Auge gebildet werden, welches dann mit dem anderen Auge auf derselben Seite ein Paar bildet (Fig. 54, *A*). Es ist klar, daß in diesem Falle jeder Kopf sich selbst an dem Schnittende ergänzt hat. Diese Ergänzung schließt aber nicht nur das Auge, sondern auch den Ohrlappen des Kopfes in sich ein. Das Resultat ist in diesem Falle also dasselbe, als wenn das Stück vollständig in zwei Teile geschnitten worden wäre. Wird der Schnitt nicht soweit nach vorn ausgedehnt, so bilden sich gewöhnlich ein oder zwei Köpfe um den Winkel herum, jeder mit einem Paar von Augen und einem Paar von Ohrlappen (Fig. 54, *C*). Manchmal bildet sich in dem Winkel selbst ein einziger Kopf (Fig. 54, *D*), und es ist dann schwer zu sagen, ob er zu der einen oder der anderen der beiden Hälften gehört, oder ob er beiden Hälften gemeinsam entstammt. Letztere Art von Regeneration spricht van Duyne als Heteromorphose im Sinne von Loeb an. Nach der Definition ist Heteromorphosis die Regeneration eines Organs an Stelle eines morphologisch und physiologisch von ihm gänzlich verschiedenen anderen Organes. Immerhin ist zuzugeben, daß auch sonst eine Reihe der verschiedensten Erscheinungen unter diesen Begriff gebracht worden ist. Die Beispiele von Heteromorphosis, welche Loeb gibt, um die Definition des Begriffes zu erläutern, sind die Bildung eines Hydranten am aboralen Ende von Tubularia und die Bildung von Wurzeln an Stelle des Stammes bei Antennularia usw. Die Bildung von Köpfen in dem Winkel der Teilstücke einer längs gespaltenen Planarie kann meiner Meinung nach nicht dieser Kategorie beigezählt werden. Es scheint mir eher, daß dieses Phänomen von derselben Art ist, wie die Bildung eines neuen Kopfes an der Seite eines längs der Körperseite herausgeschnittenen Stückes; und wenn dem so ist, so muß man die neuen Köpfe in dem Winkel, was ihren morphologischen Wert betrifft, als Regenerationen ansprechen, die zu den hinteren Hälften gehören. Selbst wenn es nachgewiesen werden sollte, daß ein einfacher Kopf genau in dem Winkel selbst sich entwickeln kann, und so beiden Seiten gemeinsam angehört, so braucht das immer noch nicht unserer Deutung des Falles zu widersprechen.[1]) Die Orientierung dieses medianen Kopfes nach hinten

[1]) Ein Parallelfall dazu ist der, wo ein Stück, das an seinem vorderen Ende teilweise entzwei gespalten wurde (Fig. 22), dann ein oder zwei Köpfe bildete, je nachdem, ob das neue Material, das an jedem der beiden Schnittenden entstand, auf eine größere oder kleinere Strecke mit dem Nachbargewebe in Zusammenhang blieb.

fordert ja allerdings zum Vergleich mit der Bildung eines aboralen Kopfes bei *Planaria* heraus; aber bei näherer Betrachtung wird es sich doch zeigen, daß die beiden Fälle in ihrer inneren Natur doch recht wesentlich verschieden sind. Ein aboraler, heteromorphischer Kopf wird dann gebildet, wenn der Schnitt direkt hinter den Augen geführt wird. Wenn er etwas hinter dieser Gegend zu liegen kommt, so wird in der Regel ein neues Hinterende gebildet. Bei den längs gespaltenen Würmern indessen kann der Kopf in dem Winkel auf einer Höhe gebildet werden, welcher weit hinter der Augengegend sich befindet. Und gerade wenn sich die Spaltung bis in den Kopf erstreckt, werden neue Augen gebildet, welche die des alten Teiles ergänzen, nur kein heteromorphischer Kopf. So führt unsere Analyse zu dem Schluß, daß die Köpfe, oder Teile von Köpfen, welche bei längs gespaltenen Würmern auftreten, nicht als Heteromorphosen, sondern als Supplementarköpfe der selbständig gewordenen Hinterenden aufgefaßt werden müssen.

Unvollkommene Regeneration.

Eine etwas ungewöhnliche Art von Regeneration findet statt, wenn man *Gonionemus vertens* quer in zwei Teile schneidet. Wie Hargitt zuerst gezeigt hat, vereinigen sich dann die Schnittenden miteinander und verheilen, so daß die beziehungsweisen Teilstücke die typische Form einer Glocke wiedererhalten. Zu einem eigentlichen Ersatz des Verlorenen kommt es jedoch nicht.[1] Ich habe an demselben Tiere gearbeitet und im großen und ganzen dasselbe Resultat erhalten. Schneidet man die Meduse der Quere nach in zwei Stücke, wie es durch die punktierte Linie in Fig. 55, *A*, A^1 angedeutet wird, so schließt sich jede von beiden Hälften zusammen und nimmt die typische Glockenform an, wie es Fig. 55, *B*, B^1 zeigt. Indessen hat jede der beiden neuen Quallen nur die beiden ursprünglichen Radialkanäle, welche sie bei der Trennung mitbekommen hatte. Ein ganz schwacher Streifen längs der Verschmelzungslinie der Stücke scheint einen neuen Radialkanal anzudeuten (in der Figur nicht zu sehen). Jeder der beiden Halbrüssel hat sich ergänzt. Neue Tentakel werden nicht gebildet, höchstens einer oder ganz wenige da, wo die Schnittenden sich vereinen. So wird faktisch ja nur sehr wenig Regenerationsgeschehen geleistet; trotzdem aber nehmen die Hälften die typische Quallenform an. Auch wenn man eine Qualle in vier Teile teilt, so daß jeder Teil nur einen der Radialkanäle erhält, nehmen die Stücke trotzdem die Glockenform an, wie das Fig. 55, *C*, C^1 zeigt. Vom proximalen Ende jeder der alten Radialkanäle bildet sich eine neue Proboscis, und da dieses Ende während des Zusammenschlusses der Stücke sehr oft seitlich zu liegen kommt, so liegt die neue Proboscis nicht am Scheitel

[1] Häckel hat schon im Jahre 1870 als erster behauptet, daß bei einer anderen Meduse die einzelnen Stücke neue Medusen hervorbringen können.

der Subumbrella, sondern, wie es die Figur zeigt, ganz lateralwärts. Auch noch kleinere Stücke als diese Viertelquallen können eine glockenähnliche Form annehmen, besonders wenn sie ein Stückchen vom alten Glockenrande und einen Teil von einem der Radialkanäle enthalten, wie das Fig. 55, *D* zeigt. Auch ist es mir gelungen, diese Partialmedusen einige Wochen lebend zu erhalten und während dieser Zeit zu füttern, ohne daß die fehlenden Organe ersetzt werden. Daß diese Stücke ein gewisses Maß von Regeneration leisten können, zeigt sich ja durch die Bildung einer neuen Proboscis und in manchen Fällen

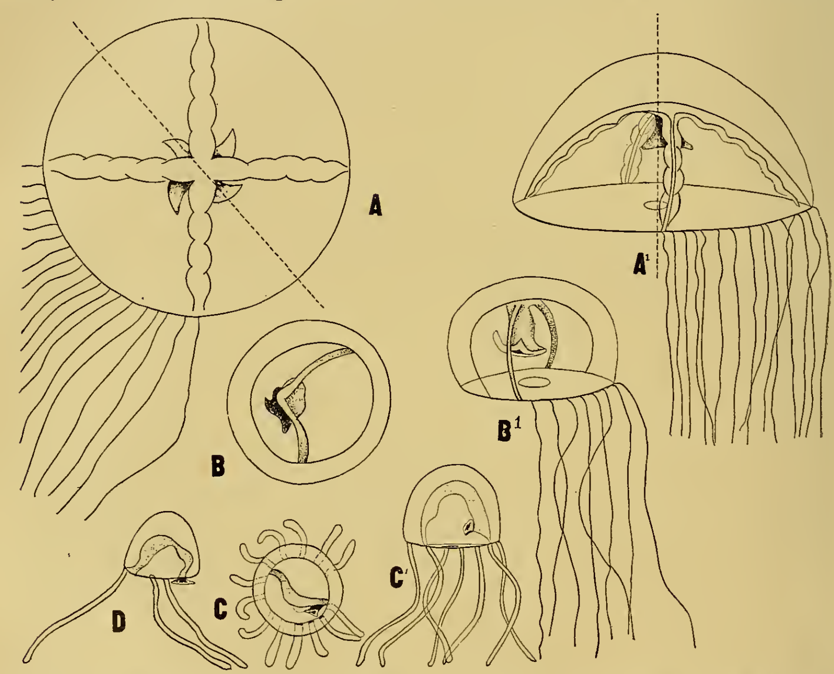


Fig. 55. *A Gonionemus vertens* von unten. *A*¹ von der Seite. Die punktierte Linie markiert die Schnittrichtung. *B* und *B*¹ aus halben Tieren neugebildete Individuen von unten und von der Seite gesehen. *C*, *C*¹ neue Individuen aus $^1/_4$ Stücken von unten und von der Seite. *D* neues Individuum aus weniger als $^1/_4$ Stück. Es enthält einen Teil eines Radialkanals. Es werden immer eine neue Proboscis und ein neuer Mund regeneriert, indessen weder Kanäle noch Tentakel.

auch eines neuen Radialkanales. Selbst Tentakel können hier und da regeneriert werden, wie Hargitt gezeigt hat, — speziell, wie ich gefunden habe, wenn man den Rand der Glocke sehr nahe der Basis der Tentakellinie abschneidet. Dann bilden sich längs der Schnittfläche schmale Knospen, doch sterben die Stücke gewöhnlich, bevor die Regeneration sehr weit vorgeschritten ist. Wenn man indessen den Rand nur in einem Quadranten abschneidet, so können sich neue Tentakel an den Schnittenden bilden.

VIII. Kapitel.

Selbstteilung und Regeneration, Knospung und Regeneration, Autotomie, Theorien der Autotomie.

Die Selbstteilung ist ein im gesamten Tierreich weit verbreiteter Fortpflanzungsmodus. In einigen Fällen zerfällt das betreffende Tier einfach in einzelne Stücke, die sich dann regenerieren und zwar auf dieselbe Art und Weise, wie wenn das Tier künstlich in Stücke zerschnitten worden ist. In anderen Fällen werden die einzelnen Neubildungen eine nach der anderen abgeschnürt, und in der Zwischenzeit bilden sich neue Teile, und zwar in ganz derselben Weise, wie wenn die Regeneration nach der Abschnürung vor sich geht. Einige wenige Zoologen haben nun die Behauptung aufgestellt, daß dieser Regenerationsmodus vor der Abschnürung historisch von dem Prozeß der Regeneration nach der Selbstteilung abzuleiten sei. Wir wollen nun in den folgenden Zeilen diejenigen Punkte untersuchen, welche zu gunsten dieser Hypothese sprechen.

Fragen wir uns zuerst, was das für Formen sind, welche sich auf dem Wege der Selbstteilung fortpflanzen, so finden wir, daß dieser Modus bei den verschiedensten Tierklassen vertreten ist. Am meisten verbreitet ist er bei den einzelligen Formen. Doch muß man auch bei den Metazoen die Teilung der einzelnen Zellen bei ihrer Vermehrung als einen dem Fortpflanzungsmodus der Protozoen durchaus analogen Vorgang ansehen. Die Schwämme vermehren sich nicht durch Selbstteilung. Bei den Cnidarien finden wir dagegen diesen Fortpflanzungsmodus bei sehr vielen Formen vertreten. *Hydra* vermehrt sich, wenn überhaupt, nur sehr selten durch Querteilung, und wenn auch ein oder zwei Fälle von Längsteilung beschrieben sind, so handelt es sich doch hier möglicherweise um Vorgänge, die durch eine zufällige äußere Längsspaltung am normalen Ende verursacht worden sind. Die Hydromedusen *Stomobrachium mirabile*, *Phialidium variabile*, *Gastroblasta Raffaelei* vermehren sich, wie uns genau bekannt ist, durch Selbstteilung.[1] Einige Actinien und eine große Anzahl von

---

[1] Literatur bei Lang, 1888.

Korallen können sich durch Längsteilung vermehren, während die Scyphistomen der Scyphomedusen freischwimmende Ephyren erzeugen, indem sich die sich festsetzende Strobila quer zur Achse teilt. Die Ctenophoren teilen sich nicht.

Eine Reihe von Süßwasserplanarien vermehrt sich durch Selbstteilung, indem das Hinterende in der Gegend hinter dem alten Pharynx abbricht. Bei einer Form[1] und möglicherweise auch bei verschiedenen anderen kann die Regeneration beginnen, bevor die Abschnürung stattgefunden hat.

Auch einige rhabdocoelen Planarien vermehren sich durch Querteilung. Hier liegt die Teilungsebene mehr nach der Mitte des Körpers zu. Bei allen diesen Formen entwickeln sich die neuen Organe mehr oder weniger vollständig schon vor der Trennung. Bei den Trematoden findet keine Selbsttrennung statt. Die Teilung des Körpers des Bandwurmes in Proglottiden kann als eine Art von Selbstteilung aufgefaßt werden; indessen werden ja die Proglottiden nach der Abschnürung nicht neu regeneriert.

Die Nemertinen brechen sehr leicht in Stücke, wenn man sie etwas scharf anfaßt, oder wenn die Lebensbedingungen ungünstig sind. Doch kann man hier kaum von einem Vorgange der Selbstteilung reden. Regeneration finden wir bei einigen Formen, bei anderen wieder nur in unvollständigem Maße oder selbst garnicht.

Bei den Anneliden finden wir sehr viele Fälle von Selbstteilung, besonders bei den marinen Polychaeten und bei den Süßwasser-Olygochaeten. Eine der interessantesten Formen der ersteren Gruppe ist der Palolowurm, bei welchem die schwimmende, kopflose Form, die durch Selbstteilung entsteht, die Aufgabe hat, die Geschlechtsprodukte zu befördern. Doch scheint es, daß das Stück, nachdem es seinen Zweck erfüllt hat, abstirbt, ohne einen neuen Kopf regeneriert zu haben. Wenn wir einige Fälle von der Selbstteilung bei den Anneliden mehr im Detail studieren, so finden wir folgende, hoch interessante Tatsachen: Bei *Nereis* vollziehen sich im Hinterleibe des Tieres derartige Strukturveränderungen, daß ein vollständig neuer Wurm gebildet wird, der unter einem ganz neuen Namen, *Heteronereis*, bekannt ist. In diesem Teile des Wurmes werden die Geschlechtsprodukte, Eier oder Schwärmer, gebildet; indessen trennt er sich von dem vorderen Ende nicht als besonderes Individuum ab. In der Familie der Scylliden geht Hand in Hand mit der Ei- und Samenbildung im hinteren oder Geschlechtsende des Wurmes oft noch ein ungeschlechtlicher Fortpflanzungsmodus durch Abschnürung. Bei einigen Formen letzterer Art sind die Veränderungen dieselben wie bei *Nereis* — also ohne daß Abschnürung stattfindet. Bei anderen Formen schnürt sich

[1] Bei Zacharias, 1886.

das Geschlechtsstück von dem vorderen, ungeschlechtlichen ab. Bei *Scyllis* bildet sich nach der Trennung an dem geschlechtlichen, hinteren Ende ein neuer Kopf; und ebenso bildet das geschlechtslose, vordere Ende einen neuen Schwanz. Dabei werden so viel Segmente neugebildet wie verloren gegangen waren. Die neue hintere Region kann dann abermals Sexualzellen bilden und wieder abgeschnürt werden. Bei *Autrolytus* bildet sich am hinteren Stück noch vor der Abschnürung ein neuer Kopf. Ebenso findet sich eine Proliferationszone am hinteren Ende des vorderen Stückes. Bei einigen Spezies bilden sich in dieser Proliferationszone successive neue Individuen, so daß manchmal Ketten bis zu 16 Individuen vorhanden sind, bevor noch der zuerst gebildete Wurm gänzlich abgeschnürt worden ist. Einen noch komplizierteren Prozeß finden wir bei *Myriana*. Hier fängt das Segment, das direkt vor dem After liegt, zu wachsen an und teilt sich dann in eine große Anzahl von neuen Segmenten. Diese Segmente bilden ein neues Individuum mit dem Kopf am vorderen Ende. Dann bildet sich in derselben Gegend des vorderen, also alten Wurmes, direkt vor dem neuen Wurm, abermals eine große Menge neuer Segmente. Auch daraus entsteht wiederum ein neues Individuum. Und dies geht noch eine zeitlang so weiter, so daß eine Kette von Individuen gebildet wird, deren ältestes am meisten nach hinten, und deren jüngstes vorne in der Reihe liegt. Jedes dieser Individuen wächst, indem es an seinem hinteren Ende neue Segmente bildet. Dann erscheinen in jedem einzelnen Individuum Sexualorgane, und erst wenn die Keimzellen reif sind, bricht die Kette auseinander.

In der Klasse der Regenwürmer kommt Fortpflanzung durch Selbstteilung nicht vor, wenn auch gelegentlich unter besonders ungünstigen Bedingungen Stücke am hinteren Ende abgeschnürt werden.[1]) Häufig dagegen ist Selbstteilung bei *Lumbriculus*. Allerdings herrscht Streit darüber, ob diese Selbstteilung nur durch die Intervention äußerer Faktoren, wie Verletzungen oder sonstige Störungen irgend welcher Art zustande kommen kann, oder ob sie ganz allein auf innere Faktoren zurückzuführen ist. von Wagner hat nachgewiesen, daß zu gewissen Jahreszeiten *Lumbriculus* viel leichter in einzelne Stücke zerfällt wie sonst, was meiner Meinung nach aber nur beweist, daß zu gewissen Zeiten eben eine größere Disposition vorhanden ist.

Die einzelne Stücke, in welche *Lumbriculus* zerfällt, regenerieren sich prompt nach der Teilung. Bei einer anderen Form, *Ctenodrylos monostylos* findet die Teilung zuerst in der Mitte des Körpers hinter einem präformierten quergespannten Septum statt. Jede Hälfte kann sich dann auf demselben Wege weiter teilen; der Prozeß wird schließlich so lange immer und immer wiederholt, bis manche Stücke nur

[1]) Heschler, 1897.

noch aus einem einzigen Segment bestehen. Jedes Stück bildet dann ein neues Vorder- und ein neues Hinterende. Bei *Ctenodrylos pardalis* schnüren sich die Segmente der mittleren Körperregion einzeln von ihren vorderen und hinteren Nachbaren ab und bilden jedes einen neuen Kopf an seinem vorderen und eine Analöffnung an seinem hinteren Ende. Dann zerbricht der Wurm in eine Reihe einzelner kleiner Würmer. Bei dieser Form geht die Selbstteilung der Individuen nicht mit der Entwicklung der Sexualorgane parallel, sondern es scheint ein rein ungeschlechtlicher Propagationsmodus vorzuliegen. Bei den Blutegeln findet keine Selbstteilung statt und ebensowenig kennt man Fälle aus der Klasse der Mollusken.

Auch bei den Echinodermen vermehren sich einige Formen durch freiwillige Selbstteilung, z. B. finden wir bei den Schlangensternen einige Formen, wo die Scheibe sich so in zwei Stücke teilt, daß das eine zwei und das andere drei der alten Arme besitzt. Jedes Stück regeneriert dann die fehlenden Teile der Scheibe und die betreffenden Arme nach. Seesterne pflegen nach Verletzungen der Arme dieselben abzuwerfen. Nach der Aussage einiger Autoren soll es nun bei einigen Formen vorkommen, daß diese abgeworfenen Arme ein neues Tier regenerieren. Bei den meisten Formen jedoch ist der abgeworfene Arm nicht imstande, eine neue Scheibe zu bilden. Dalyell beobachtete einen Fall von Selbstteilung bei einer Holothurie, wo jeder Teil ein neues Individuum hervorbrachte. Diese Entdeckung ist auch durch die Beobachtung einiger neuerer Autoren bestätigt worden.[1])

In den Klassen der Tausendfüßler, Insekten, Krustaceen, Brachiopoden, Enteropneusten und Vertebraten ist Selbstteilung nicht zur Beobachtung gelangt.

Bevor wir uns auf die allgemeine Diskussion des Problems einlassen, möchten wir noch auf eine außerordentlich auffallende Tatsache aufmerksam machen, daß nämlich in allen oder doch fast allen dieser Fälle von Selbstteilung die Abschnürung in der kürzesten Achse, ohne Rücksicht auf die Struktur des betreffenden Tieres, stattfindet. Hier scheint also ein ganz ähnliches Gesetz vorzuliegen, wie das, was durch die Hertwigschen Regeln für die Zellteilung ausgesprochen wird, nämlich daß in der Regel die Teilung in der kürzesten Achse der betreffenden Form stattfindet. Die Protozoen kommen in dieser Beziehung nicht besonders in Betracht, da sie ja als einzellige Formen unter die allgemeinen Regeln für die Zellteilung überhaupt fallen. Unter den Coelenteraten finden wir, daß die Actinien und Korallen, die einen kurzen zylindrischen Körper haben, sich in der Linie vom oralen zum aboralen Pol teilen, während die längeren Scyphistomen sich quer

---

[1]) Eine arktische Solasterart scheint sich nach der Ansicht der Autoren konstant durch Schizogonie zu vermehren.

teilen. Die flache glockenförmige Meduse, *Gastroblasta*, teilt sich längs einer oral-aboralen Ebene. Die Plattwürmer und Anneliden teilen sich quer, also in der Ebene, in welcher der geringste Widerstand zu überwinden ist. Das beweiskräftigste Beispiel für dieses Prinzip liefern die Echinodermen. Hier teilen sich die Schlangensterne, bei denen, wie wir eben sahen, eine Querteilung der Scheibe stattfindet, in der kürzesten Richtung, das heißt in einer vom oralen zum aboralen Pol verlaufenden Ebene, während sich die Holothurien, welche lange zylindrische Formen sind, quer zum Körper teilen, also in einer Ebene, die rechtwinkelig zur Teilungsebene der Schlangensterne liegt. Man könnte dies damit erklären, daß in allen diesen Fällen die Teilungsebene diejenige ist, in welcher das Tier auch durch äußere Faktoren am leichtesten in zwei Teile zerbrochen werden kann, doch ist dies, meine ich, lediglich ein zufälliges Zusammentreffen, während die eigentliche Ursache gänzlich in inneren Faktoren zu suchen ist. Die Teilung kommt in den meisten, vielleicht sogar in allen Fällen durch Muskelkontraktion zustande. Wir müssen also in der Art der Anordnung der Muskeln im Verhältnis zur Körperform die wahre Ursache der Lokalisation der Selbstteilung erblicken.

Kehren wir nun zu der allgemeinen Besprechung unseres Problems zurück, so finden wir, daß in fast allen Klassen, bei welchen überhaupt Selbstteilung vorkommt, immer eine Reihe verschiedener Spezies vorhanden ist, die diese Eigenschaft besitzen. Diese Art der Fortpflanzung scheint also vielmehr ein Spezifikum einer ganzen Klasse als ein solches einzelner Arten zu sein. Soweit man in solchen Fällen überhaupt von Gewißheit sprechen kann, läßt grade dieser Umstand mit einiger Sicherheit darauf schließen, daß man den Vorgang der Selbstteilung nicht als speziellen Anpassungsprozeß bestimmter Arten an die Umgebung auffassen muß, da ja die verschiedenen Formen unter ganz verschiedenen Bedingungen leben.

Eine weitere Prüfung der Tatsachen wird uns über die Beziehungen belehren, die zwischen dem Prozesse der Selbstteilung und dem der Regeneration bestehen. Folgende Fragen sollen uns beim Gange unserer Untersuchungen leiten:

1. Findet Regeneration nur bei solchen Formen statt, bei welchen Selbstteilung als Fortpflanzungsmodus vorkommt, oder umgekehrt, findet Selbstteilung nur bei Formen statt, welche ein Regenerationsvermögen besitzen?

2. Ist Regeneration bei den Formen, welche sich durch Selbstteilung vermehren können, nur auf diejenigen Gebiete des Körpers beschränkt, wo die Selbstteilung stattfindet?

3. Findet man die Regeneration bei den Formen, welche sich nicht durch Selbstteilung vermehren, ebenso häufig wie bei denen, welche es tun?

4. Können wir es in irgend einer Weise erklären, warum bei gewissen Formen Selbstteilung vorkommt und bei anderen nicht?

5. Welche Beziehungen bestehen zwischen den Formen, bei welchen der Selbstteilung Regenerationsvorgänge vorangehen, und denen, bei welchen das nicht der Fall ist?

Die erste Frage ist leicht zu beantworten. Regeneration finden wir auch in fast all den Klassen, die sich nicht durch Selbstteilung vermehren, wie z. B. Mollusken, Vertebraten usw. Ebenso läßt sich die zweite Hälfte der ersten Frage sehr leicht beantworten. Alle Klassen, welche sich durch Selbstteilung vermehren, besitzen auch das Vermögen der Regeneration.[1])

Was die zweite Frage betrifft, so lautet die Antwort zweifellos so, daß die Regeneration offenbar in gar keiner Weise auf die Gegenden des Körpers, wo die Selbstteilung stattfindet, beschränkt ist.

Auf die dritte Frage lautet die Antwort so, daß zwar alle Formen, die sich durch Selbstteilung vermehren, Regenerationsvermögen und zwar gleichmäßig in fast allen Teilen des Körpers besitzen, daß aber umgekehrt auch eine Reihe anderer Formen, die sich nicht durch Selbstteilung vermehren, dieselbe Eigenschaft haben.

Die vierte Frage bietet schon größere Schwierigkeiten. Unsere Antwort hängt hier lediglich davon ab, was wir unter »Erklärung« eines Vorganges überhaupt verstehen. Wird die Frage so gestellt: warum teilt sich ein Tier? so gibt es überhaupt keine Antwort darauf. Lautet die Frage aber so: können wir sehen, warum die Selbstteilung bei gewissen Formen sehr schwierig, ja selbst unmöglich, bei anderen aber nicht ist? so können wir eine ungefähre Antwort geben, oder doch wenigstens eine Hypothese darüber aussprechen. In erster Linie muß derjenige Teil des Körpers, wo die Selbstteilung stattfindet, Regenerationsvermögen bereits besitzen, damit die Bildung eines neuen Individuums möglich ist. Oder aber das Regenerationsvermögen muß in diesem Körpergebiet zu gleicher Zeit, wie das Vermögen zur Selbstteilung, und auf demselben Wege erworben worden sein. Ein Blutegel ist durchaus nicht komplizierter gebaut als ein mariner Annelid, und doch besitzt er gar kein oder höchstens ein geringes Regenerationsvermögen. Und so hat vielleicht die Fähigkeit, sich durch Selbstteilung zu vermehren, von den Blutegeln nicht erworben werden können, weil sie nicht zuvor Regenerationsvermögen erworben hatten. In zweiter Linie muß bei gewissen Formen eine Teilung des Körpers in zwei Teile zum Tode von einem oder beiden Stücken führen, weil die verschiedenen Regionen des Körpers voneinander abhängig sind. Bei

---

[1]) Die Proglottiden der Cestoden scheinen hiervon eine Ausnahme zu bilden, indessen sind sie doch eigentlich zurzeit ihrer Abschnürung wenig mehr, als mit Embryonen gefüllte Säcke. Wie weit Regeneration bei der Stolex oder den jungen Proglottiden stattfindet, ist nicht bekannt, aber es ist garnicht unwahrscheinlich, daß einige von den anormalen Formen, die oft beschrieben worden sind, durch Regenerationsvorgänge entstanden sind.

Formen wie den Vertebraten, Insekten usw. können wir diesen Hinderungsgrund am klarsten erkennen. Bei diesen kann also die Fähigkeit, sich durch Selbstteilung zu vermehren, nicht erworben werden, da die Teilung selbst zu einer Zerstörung des Organismus führen muß. Drittens kann die Konstitution des Körpers eine derartige sein, daß der Prozeß der Selbstteilung rein mechanisch unmöglich gemacht wird. Eine harte Außenhaut, wie die der Seeigel, vergesellschaftet mit einer geringen Entwicklung der Körpermuskulatur, ist ein absolutes Hindernis für die Selbstteilung.

Die fünfte Frage kann von verschiedenen Seiten in Angriff genommen werden. Einmal ist sie historischer Natur und fragt: wann ist die Selbstteilung in der Phylogenese zuerst aufgetreten? und zweitens ist sie physiologischer Natur und verlangt als solche zu ihrer Beantwortung nicht nur die Diskussion des Reizes, welcher die Selbstteilung direkt bewirkt, sondern auch desjenigen, der die Veränderung verursacht, welche in den Fällen vorangehen, wo sich die neuen Teile entwickeln, bevor die Abschnürung vollzogen wird.

Einige Zoologen haben die Behauptung aufgestellt, daß die Selbstteilung mit nachfolgender Regeneration die ursprüngliche ist, und daß sich aus ihr erst die Selbstteilung mit vorangehender Regeneration entwickelt hätte. von Kennell z. B. erklärt die Entstehung der Selbstteilung bei einigen Anneliden auf diesem Wege.

Alle tierischen Organismen besitzen, wie er sich ausdrückt, mehr oder weniger die Fähigkeit, verlorene Gliedmaßen wieder zu ersetzen. Das nennen wir Regeneration. Der Grad der Regenerationsfähigkeit ist bei den verschiedenen Tieren verschieden. Gewöhnlich ist sie nur in denjenigen Teilen des Körpers ausgebildet, in denen sich lebenswichtige Organe befinden. Je höher die Organisation des Tieres ist, desto geringer ist seine Regenerationskraft. Der Grund davon ist vielleicht der, daß bei den höheren Tieren die Arbeitsteilung der Organe soweit gegangen ist, daß ausgedehnte Verletzungen nicht mehr gut gemacht werden können.

Zweifellos ist diese Fähigkeit im höchsten Grade dazu angetan, unter ungünstigen Bedingungen den Fortbestand der Art zu sichern, so daß diese Tiere also im Kampf ums Dasein weit besser daran sind als ihre Genossen, die unter denselben ungünstigen Bedingungen leben, ohne Regenerationsfähigkeit zu besitzen. Die Regenerationsfähigkeit, welche dergestalt die Tiere im Kampf ums Dasein begünstigt und den Fortbestand und die Verbreitung der Art sichert, wird auf die Nachkommen vererbt, wie wir aus zahlreichen Beobachtungen wissen, oft sogar in verstärktem Maße, so daß die Nachkommen diese Eigenschaft in höherem Grade besitzen wie ihre Vorfahren. Infolge davon genügt ein geringerer Reiz wie vorher, um die Selbstteilung zu veranlassen.

Nach Schema F. wird der ganze Vorgang natürlich nur, weil er

nützlich ist, auf die »Allmacht der Naturzüchtung« zurückgeführt. Und nun versucht von Kennell zu zeigen, wie der Prozeß durch die Wirksamkeit eines äußeren Reizes sich immer mehr und mehr vervollkommnet hat. Zufällige Verletzungen können nach ihm nicht diejenigen Faktoren sein, durch deren Wirksamkeit das Autotomievermögen gezüchtet worden ist, weil ja z. B. die Zahl der mit regenerierenden Armen gefundenen Seesterne im Verhältnis zu der ungeheuren Menge der unverletzten Individuen winzig klein ist. Hier muß wohl ein anderer äußerer Reiz im Werke gewesen sein. Tiere, welche die Regenerationsfähigkeit durch einen langen Vererbungsprozeß erworben haben, haben damit überhaupt die Fähigkeit erworben, auf äußere, widrige Umstände leichter zu reagieren. Die Empfänglichkeit hierfür ist gewissermaßen geschärft und das Tier antwortet darauf mit spontanem Zerbrechen. In derselben Weise wird ja auch das Ohr eines guten Musikers durch Übung immer empfindsamer. Nehmen wir nun an, daß derselbe Reiz im Laufe der Phylogenese das Tier immer wieder und wieder traf und das Tier auch immer wieder in derselben Weise darauf antwortete, so werden schließlich die ursprünglich widrigen zu normalen Lebensbedingungen und die Reaktion darauf zu normalen Lebensäußerungen des Tieres. Wenn also z. B. *Lumbriculus* auf Einwirkung von Kälte oder anderen äußeren Faktoren in Stücke zerbricht, so müssen wir diese Reaktion als eine Anpassung auffassen, die durch langdauernde Vererbung erworben ist. So wird die Selbstteilung unter normalerweise immer wiederkehrenden Bedingungen zu einem normalen Geschehnis. Wenn ein Organismus sich durch zahlreiche Generationen hindurch an diese Reaktion gewöhnt hat und seine Empfindlichkeit infolgedessen hochgradig gesteigert ist, so wird dieselbe durch die geringste Veränderung der äußeren Bedingungen in ungünstiger Richtung ausgelöst. Man kann sich nun denken, daß es Fälle gibt, wo die Veränderung zwar nicht stark genug ist, um gleich die Selbstteilung herbeizuführen, aber doch hinreichend, um die vorbereitenden Prozesse einzuleiten. So kann dann später die Selbstteilung viel leichter vor sich gehen und die so ausgestatteten Tiere haben eine Chance mehr, die übrigen zu überleben.

Etwas Derartiges tritt z. B. ein, wenn die Einschnürung ganz langsam vor sich geht, so daß nach der Teilung keinerlei offene Wunde vorhanden ist. Von hier bis zum Auftreten partieller oder vollständiger Regeneration vor der Teilung ist nur ein Schritt. Eine derartige Reihe successiver Übergänge bilden *Lumbriculus*, *Ctenodrylos monostylos*, *Ctenodrylos pardalis*, *Nais*, *Chaetogaster*. Er hält es für im höchsten Grade wahrscheinlich, daß die Natur den Weg gegangen ist, den wir eben beschrieben haben. Und vielleicht, meint er, wird in abermals Tausenden und Tausenden von Jahren *Lumbriculus* sich so vermehren wie es heute *Nais* tut.

Auf diese Weise versucht Kennell zu zeigen, daß auch die Entstehung von Regenerationsvorgängen vor der Abschnürung in letzter Linie historisch auf ein einfaches Zerbrechen des betreffenden Organismus unter ungünstigen Bedingungen zurückzuführen ist. Diese Hypothese steht, von welcher Seite man die Sache auch anfaßt, auf so schwachen Füßen, daß es sich kaum verlohnt, sie des weiteren zu diskutieren, wenigstens so lange sie nicht auf eine festere und durch tatsächliche Beobachtungen gestützte Basis gestellt ist.

Wir dürfen doch nie aus den Augen verlieren, daß eine Reihe, die etwa mit den Vorgängen bei *Lumbriculus* beginnt und bei denen von *Chaetogaster* endet, vollständig willkürlich zusammengestellt ist, und jedes historischen Hintergrundes entbehrt. Wir haben ja keine Ahnung, wie die verschiedenen Regenerationsmodi sich entwickelt haben, oder wie sie zueinander in Beziehung stehen. Es nimmt ja doch wohl auch niemand an, daß diese Formen etwa voneinander abstammen, sondern höchstens, daß die komplizierteren Vorgänge sich im Anfange genau so verhalten haben, wie sie bei anderen Formen heute noch zur Beobachtung gelangen. Aber selbst in dieser vorsichtigen Fassung enthält die Hypothese immer noch Annahmen, denen jede tatsächliche Grundlage fehlt. Es scheint mir daher töricht und überflüssig, Annahme auf Annahme zu häufen, um etwas aufzubauen, was schließlich nicht mehr Realität besitzt als ein Luftschloß.

Regeneration und Knospung.

Der Knospungsprozeß, der bei einigen Tierklassen vorkommt, hat gewisse charakteristische Eigentümlichkeiten, die denen, die wir bei der Selbstteilung beobachtet haben, ziemlich gleichen. Oft ist es sogar sehr schwierig, eine scharfe Grenze zwischen Knospung und Selbstteilung zu ziehen. Einige Autoren haben zwar versucht, durchgreifende Unterscheidungsmerkmale für die beiden Prozesse zu normieren, doch kann man nicht behaupten, daß ihre Definitionen in jeder Hinsicht klar und zutreffend sind. In gewissen Fällen, die als typisch anzusehen sind, kann man gewiß einen Unterschied machen, aber in anderen Fällen werden diese Unterschiede total verwischt. So ist z. B. die Entwicklung eines neuen Individuums aus der Körperwand von Hydra ein klassisches Beispiel für die Knospung, das Zerbrechen von Lumbriculus oder einer Planaria in kleine Stücke, aus denen dann je ein neues Individuum entsteht, ein solches für Selbstteilung. Im allgemeinen liegt der Hauptunterschied zwischen den beiden Prozessen in folgendem: Die Knospe beginnt als ganz kleines Anhängsel an dem Muttertiere, und wächst dann so lange, bis sie die typische Größe erreicht hat. Sie kann ständig in Verbindung mit dem Muttertier bleiben oder aber von ihm abgeschnürt werden. Unter Teilung dagegen verstehen

wir das Zerbrechen eines Organismus in zwei oder mehr Stücke, aus denen neue Individuen entstehen. Die totale Menge der so entstandenen Teilindividuen entspricht dann biologisch dem Mutterorganismus. Dieser Unterschied ist zuerst von Kennell in seiner ganzen Schärfe formuliert worden. Ihm hat sich von Wagner angeschlossen, der versucht hat, die beiden Prozesse als ganz scharf voneinander getrennt und nicht ineinander übergehend hinzustellen.[1] Aber schon von Bock hat darauf hingewiesen, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei Pyrosoma und den Salpen sowohl Charakteristika der Knospung wie der Selbstteilung aufweist. Auch bilden sich bei *Syllis ramosa* die neuen Individuen als seitliche Knospen, während bei anderen Anneliden die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Selbstteilung erfolgt. Aus diesem Grunde schließt von Bock, daß höchst wahrscheinlicherweise Knospung und Selbstteilung nur graduell voneinander verschiedene Prozesse sind, die auf denselben Fundamentalprinzipien beruhen. Meiner Meinung nach ist es vorsichtiger, von einem möglichen historischen Zusammenhange dieser beiden Prozesse ganz abzusehen und nur rein tatsächlich zu behaupten, daß beide Prozesse eine Reihe gemeinsamer Faktoren enthalten. Knospung kommt in den verschiedensten Klassen des Tierreiches vor. Gleich bei den Protozoen kennen wir eine ganze Reihe von Fällen, z. B. Noctiluca. Bei den Spongien werden gleichfalls Knospen gebildet, die in sehr vielen Fällen nach ihrer Entwicklung zusammenbleiben und ganze Kolonien aufbauen. Unter den Cnidarien findet man in fast allen Hauptgruppen Fälle von seitlicher Knospung. Oft kommen hier bei ein- und demselben Individuum beide Prozesse, sowohl Knospung wie Selbstteilung, vor, z. B die Scyphistomen von Aurelia. Ferner finden wir seitliche Knospung bei den Polyzoen, den Ascidien usw. Bei den rhabdocoelen Turbellarien und auch bei einigen Anneliden finden wir Individuenketten, die auf eine Art und Weise entstehen, die oft als Knospung angesprochen worden ist. Doch scheint es mir richtig, diese Fälle von axialer Knospung von denen mit lateraler scharf zu unterscheiden. Beide Prozesse führen ja allerdings zu einer Vermehrung der Masse des Muttertieres; bei den seitlichen Knospen liegt indessen die Achse der neuen Organismen in einer anderen Ebene, während bei den axialen Knospen dieselbe Hauptachse wie bei dem Muttertier bestehen bleibt. Dieser Unterschied scheint mir ein Beweis für das Vorhandensein verschiedener Faktoren zu sein. Bei den Insekten, Spinnen, Krustaceen, Mollusken, Ctenophoren, Brachiopoden, Nematoden und Vertebraten kommt Knospung nicht vor, ebensowenig bei einigen anderen kleineren Klassen.

Diese Übersicht zeigt uns, daß es Formen gibt, bei welchen beide Prozesse vorkommen: Cnidarien, Planarien, Anneliden; andere, wo nur

---

[1]) Allerdings mit Ausnahme der Protozoen.

Knospung stattfindet, z. B. Ascidien, Polyzoen und Cephalodiscus; und endlich gibt es eine Gruppe, bei welcher nur Selbstteilung, aber keine Knospung beobachtet wurde, die Echinodermen. Es liegt auf der Hand, daß wir aus der Art, wie die Knospenbildung als ungeschlechtlicher Fortpflanzungsmodus auf die einzelnen Gruppen des Tierreiches verteilt ist, nicht das Geringste über ihre Beziehungen zur Selbstteilung und zur Regeneration schließen können.

Es ist oft ausgesprochen worden, daß die Phanerogamen, bei welchen das Wachstum mittelst Seitenknospen stattfindet, nur sehr wenig Regenerationsfähigkeit in Richtung der Achse besitzen. Dieser Mangel ist häufig gradezu als Grund dafür angeführt worden, daß bei diesen Pflanzen alles Neuwachstum immer nur durch Entwicklung von Seitenknospen erfolgt. Soll hiermit nur behauptet werden, daß die Anwesenheit von Knospen die Regenerationsfähigkeit in anderen Teilen zu beschränken vermag, so liegt in dieser Behauptung sicherlich sehr viel Wahres. Soll aber damit ausgesprochen werden, daß, weil eine Pflanze die Fähigkeit erworben hat, neue Teile mit Hülfe von Seitenknospen zu bilden, sie deshalb die Fähigkeit, auf anderem Wege zu regenerieren, verloren oder niemals entwickelt hätte, dann scheint mir dieser Ausspruch falsch zu sein. Denn selbst bei den Phanerogamen finden wir, daß neue Knospen manchmal auch aus dem neuen Gewebe oder Callus entspringen, der sich über dem Schnittende nach Verletzungen gebildet hat, ein Vorgang, der doch vollständig dem echten regenerativen Geschehen gleicht. Ganz ähnlich verhält es sich bei den Hydroidpolypen, die, obwohl sie in der Regel laterale Knospen bilden, sich eventuell auch von einem freien Schnittende aus regenerieren können. Doch tappen wir bis jetzt so sehr im Dunkeln über die Ursachen, die einen Organismus zur Knospung anregen, daß eine Diskussion der vielen Möglichkeiten kaum sehr nutzbringend sein dürfte.

Über die Verschiebungen der normalen Selbstteilungszone unter dem Einfluß gleichzeitig ausgelösten Regenerationsgeschehens.

Ritter und Congdon haben bei einem Rhabdocoel *Stenostoma*[1]) untersucht, ob die Ebene, in welcher die Selbstteilung normalerweise stattfindet, sich verschiebt, wenn man ein Tier im Laufe des Prozesses in zwei Teile zerschneidet. Schneidet man den Wurm vor derjenigen Stelle, an welcher die Abschnürung aufzutreten pflegt, in zwei Teile, so wird dadurch der Teilungsprozeß inhibiert. Das Material, aus welchem das neue Gehirn hätte gebildet werden sollen, wandert nach der vorderen Schnittfläche, und dort bildet sich dann der neue Kopf.

---

[1]) Wahrscheinlich *Stenostoma leucops*.

Ist die Zerteilung jedoch schon sehr weit vorgeschritten, so daß die Wimpergruben bereits angelegt sind, dann schreitet die Teilung trotz der Zerschneidung fort, und geht an der normalen Stelle vor sich.

Zerschneidet man den Wurm hinter der Stelle, wo die Abschnürung stattfinden soll, so wird der Fortgang des Selbstteilungsprozesses so lange aufgehalten, bis der Teil des Hinterendes, der abgeschnitten war, sich regeneriert hat. Ist die Regeneration vollendet, so geht die Abschnürung an der gewöhnlichen Stelle ihren Gang weiter.

Child hat, offenbar an demselben Tiere, ganz andere Resultate erhalten. Er findet, daß, wenn man ein Stück, das in seiner Mitte eine sehr junge Abschnürungsknospe enthält, abschneidet, diese Knospe verschwindet und sich aus dem gesamten Teilstück ein neues Individuum bildet. Ist jedoch die Abschnürung schon weit vorgeschritten, dann wird das gesamte Material, das vor der Abschnürungsebene liegt, von dem hinter ihr liegenden Stück resorbiert, so daß der neue Kopf sich in der Höhe der Abschnürungsebene bildet. Während also Ritter und Congdon angenommen hatten, daß das Material für den neuen Kopf von hinten nach vorn wandert, behauptet Child im Gegenteil, daß der vordere Teil von dem hinteren resorbiert wird. Er findet, daß dieses Resultat ganz unabhängig von der relativen Größe der beiden Stücke ist, es sei denn, daß das hintere Stück ganz besonders winzig ist. Wenn die Abschnürung schon große Fortschritte gemacht hat, wird das davorliegende Stück nur zum Teil resorbiert; der Rest bildet einen neuen Kopf und wird ein Individuum für sich.

Stolz hat eine Reihe von Experimenten an einem Süßwasseranneliden *Aeolosoma Hemprichi* ausgeführt. Dieser Wurm besteht aus sechs Segmenten, die mit Borsten versehen sind. Am Ende des letzten Segments befindet sich eine Knospungszone; hier bildet sich von Zeit zu Zeit eine Einschnürung, dann streckt sich das hintere Ende des Segments in die Länge und bildet einen neuen Wurm von sechs Segmenten. Teilt man diesen Wurm vermittels eines durch das fünfte Segment hindurchgelegten Schnittes in zwei Teile, so bildet das vordere Ende ein neues sechstes Segment, auch wieder mit einer Knospungszone; geht der Schnitt durch das vierte hindurch, so werden beide verloren gegangenen Segmente regeneriert und ebenso eine neue Knospungszone. Legt man den Schnitt durch das dritte Segment, so werden die drei hinteren Segmente, legt man ihn durch das zweite Segment, die vier hinteren Segmente regeneriert. Führt man indessen den Schnitt durch das erste Segment, so ist das Stück unfähig, sich weiter zu regenerieren.

Umgekehrt, wenn das erste Segment, der Kopf, abgeschnitten wird, bildet das hintere Ende ein neues Kopfsegment; die Tätigkeit der Knospungszone am hinteren Ende des Wurmes wird hiervon in keiner Weise betroffen. Werden zwei Vordersegmente abgeschnitten, so wird

nur eins wieder ersetzt, aber die hintere Knospe kann immer noch normal weiter funktionieren. Schneidet man drei Segmente ab, so wird ebenfalls nur eins regeneriert; dieses verschmilzt indessen jetzt mit dem hinteren Ende des Wurmes und dieses Hinterende bildet jetzt aus dem Material der Knospungszone die beiden zur Vervollständigung des Wurmes noch fehlenden Segmente. Dann erst kann sich am Hinterende dieses neuen Wurms auch eine neue Knospungszone bilden. Stolz hat einige Fälle letzterer Art beobachtet, wo mehr als die zwei verloren gegangenen Segmente ersetzt wurden. In einem Falle wurde ein Wurm gebildet, der sogar acht Segmente und eine Knospungszone enthielt. Als sich jedoch die Knospe weiter entwickelt hatte, besaß der neue Wurm nur sechs Segmente und nicht acht, wie das Muttertier. Schneidet man vier Segmente ab und läßt nur zwei übrig, so findet ebenfalls eine Vereinigung mit der Knospungszone statt. Dasselbe ereignet sich, wenn man nur ein Segment zurückläßt. In beiden Fällen bildet sich ein neuer Kopf aus dem vordersten Segment. Wir sehen also, daß der Wurm von einer vorderen Schnittfläche aus nur ein neues Segment bilden kann, ganz gleich, wie viel Segmente abgeschnitten worden sind. Er verhält sich in dieser Hinsicht also ganz anders als der Regenwurm, der fünf, und als Lumbriculus, der sogar sieben Segmente über einer vorderen Schnittfläche neu bilden kann. Dafür regeneriert Aeolosoma so, daß sich die notwendigen neuen Segmente vom Hinterende aus bilden, nachdem die übrig gebliebenen Segmente des Vorderendes mit der Knospungszone verschmolzen sind. Infolge dieser Verschmelzung wird die Entwicklung eines neuen Kopfes von der Knospe aus unterdrückt, die Knospe wird vielmehr ein integrierender Teil des Körpers, der sich aus dem alten Vorderende bildet.

King hat gezeigt, daß, wenn ein Stück der Leibeswand von Hydra, an der sich eine junge Knospe befindet, abgeschnitten wird, niemals eine Wiederverschmelzung der Knospe mit dem Stück stattfindet, sondern daß die Knospe sich abschnürt und ein Individuum für sich wird. Wenn das Stück groß genug ist, kann es gleichfalls regenerieren und ein anderes Individuum bilden.

Autotomie.

Die Autotomie ist von der Selbstteilung nur graduell verschieden. Bei der Autotomie kann das abgeworfene Organ keinen neuen Organismus bilden. Das Abbrechen des Eidechsenschwanzes in jeder Höhe nach Verletzungen ist ein gutes Beispiel für die Autotomie. Ein anderer typischer Fall für Autotomie ist das Abwerfen eines Krebsbeines nach einer Verletzung. An der Basis des Krebsbeines ist eine ganz bestimmt lokalisierte, präformierte Stelle, in welcher das Abwerfen des

Beines stattfindet (Fig. 56, *A*, 1—1). Diese präformierte Bruchstelle befindet sich in der Mitte des zweiten Beinsegmentes, von der Basis an gerechnet. Dort sieht man an der Außenseite des Beines eine ringförmige Furche, durch welche die Bruchstelle äußerlich markiert wird. Ein Vergleich des Beines der Brachiuren mit den Schreitbeinen der Makruren zeigt, daß die Furche, die sich beim Brachiurenbein findet,

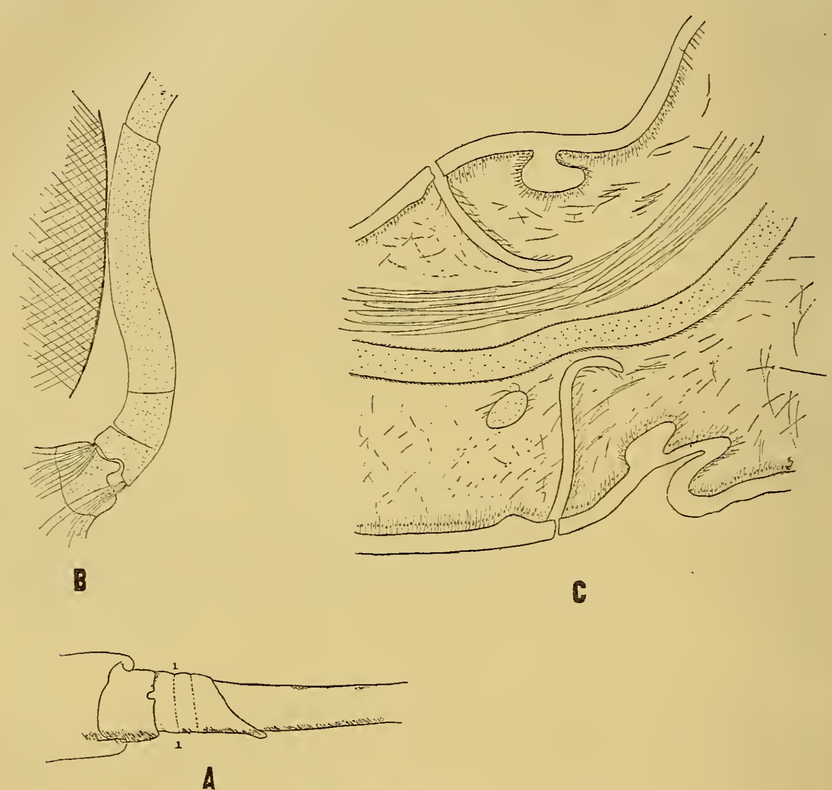


Fig. 56. *A* nach Andrews. Basis eines Krabbenbeines mit der präformierten Bruchstelle 1—1. *B* nach Frédéricq. Schema, um zu zeigen, wie die Autotomie erfolgt. *C* nach Andrews. Längsschnitt durch die Basis eines Krabbenbeines. Man sieht die Chitinduplikatur an der präformierten Bruchstelle.

einem wichtigen Gelenke am Makrurenbein entspricht. Bei den Makruren brechen die Schreitbeine meistenteils auch an dieser Stelle ab, jedoch nicht so leicht, und nicht mit solcher Regelmäßigkeit wie bei den Brachiuren. Die beiden vordersten Beine der Makruren, welche die breite Schere tragen, besitzen dagegen gleichfalls präformierte Bruchstellen an ihrer Basis, ganz wie die an den Beinen der Brachiuren; die Scheren brechen denn auch bei den Makruren nach Verletzungen in beliebiger Höhe immer an der präformierten Stelle ab.

Der erste, der gefunden hat, daß das Bein eines Brachiuren immer abgeworfen wird, wenn man es distal von seiner Bruchstelle abschneidet, war Réaumur. Die erste sorgfältige Untersuchung über den Mechanismus, vermittels dessen das Bein bei den Brachiuren abgeworfen wird, hat Frédéricq angestellt und zwar bei *Carcinus maenas*. Nach seinen Befunden wird das Bein nicht etwa, wie man glauben sollte, an der schwächsten Stelle abgeworfen, denn das Bein eines toten Carcinus kann das Gewicht von etwa $3^1/_2$ bis 5 kg tragen, ohne abzureißen, ein Gewicht, welches dem Hundertfachen des Gewichtes des Carcinuskörpers entspricht. Vergrößert man so lange die Belastung, bis das Bein abreißt, so reißt es in der Regel zwischen dem Körper und dem ersten Segment bzw. ersten und zweiten Segment ab. In diesem Falle sind die Bruchränder unregelmäßig zerklüftet. Wird aber das Bein von einem Tiere selbst während des Lebens an der präformierten Bruchstelle abgeworfen, dann bleibt eine ebene Oberfläche zurück, die, mit Ausnahme des Zentrums, von einer zarten Cuticula bedeckt ist. Durch die zentrale Öffnung der Cuticula tritt der Nerv und ein Blutgefäß zu dem distalen Ende des Beines hindurch. Daher findet beim Abwerfen des Beines auch nur eine ganz geringe Blutung statt, währenddem die Blutung sehr erheblich ist, wenn das Bein in irgend einer anderen Höhe abgeschnitten wird. Frédéricqs Untersuchungen dehnten sich auch auf die physiologische Seite des Vorganges aus. Er kommt zu dem Schlusse, daß es sich um einen nervösen, vom Bauchmark ausgehenden Reflexakt handelt. Wenn man nämlich das Gehirn des Tieres zerstört, findet das Abwerfen des Beines dennoch statt. Zerstört man aber den Bauchstrang, so wird das Bein nicht mehr abgeworfen. Der Reflex kommt gewöhnlich so zustande, daß eine an dem Bein gesetzte Verletzung einen Nervenreiz nach dem Bauchmark sendet; von hier aus kehrt der Reiz zu den Muskeln in der Gegend der präformierten Bruchstelle zurück und veranlaßt sie, sich heftig zu kontrahieren. Der Erfolg dieser heftigen Kontraktion ist das Abwerfen des Beines an dieser Stelle. Zerschneidet man diese Muskeln zuerst, so kann das Abwerfen des Beines nicht mehr erfolgen. Den feineren Bau der präformierten Bruchstelle hat zuerst Andrews und zwar bei den Spinnenkrebsen untersucht. Er hat gefunden, daß sich von der oben erwähnten Grube nach innen zu ein schmales Septum hinzieht. Dieses Septum besteht aus zwei dünnen Chitinlamellen, die sich lateral in die allgemeine Chitinhülle des Körpers fortsetzen (Fig. 56, *C*). Wird das Bein abgeworfen, so bleibt die eine, die proximale Lamelle an der Bruchstelle zurück, während die andere, die distale, an dem abgeworfenen Teile haften bleibt. Es findet hier also genau dieselbe Einfaltung statt, die wir auch sonst bei der gewöhnlichen Gelenkbildung dieser Tiere kennen. Die Anordnung der Muskeln an dieser Stelle geht aus Fig. 56, *B* hervor. Der obere Muskel ist der Extensor des

Beines und durch seine Aktion kommt das Abwerfen zustande. Wenn dieser sich stark kontrahiert, wird das Bein gegen die Seite des Körpers gezogen und so das für das Abwerfen des Beines notwendige Widerlager gebildet. Wird das Bein durch einen Feind festgehalten, so genügt bei manchen Brachiuren auch schon dieser Widerstand, um den Muskel in die Lage zu setzen, das Bein abzubrechen. Bei sehr vielen anderen Brachiuren kann indessen das Bein, wenn es festgehalten wird, nicht abgeworfen werden, sondern nur, wenn es nach Verletzung von dem Tier selbst gegen den Körper gepreßt wird. Bei einigen Arten kann man das letzte Segment abschneiden, ohne daß die erwähnte Reaktion erfolgt, und bei manchen kann man selbst noch die distalen Partien des vorletzten Segmentes verletzen, ohne daß das Bein abgeworfen wird. Man muß also nicht glauben, daß das Abwerfen des Beines für das Tier ein Mittel ist, um zu entrinnen, wenn es an einem Bein festgehalten wird. Dies geschieht ja in vielen Fällen nur, wenn das Bein verletzt oder gebrochen ist. Inwieweit dies für alle Brachiuren überhaupt gilt, wissen wir noch nicht. Herrich sagt: Unbeabsichtigte Autotomieexperimente werden oft dadurch angestellt, daß man einen Hummer oder einen Brachiuren an seinen breiten Scheren festhält. Das Tier entrinnt dann und läßt nur die betreffende Extremität zurück. Zieht man Hummern an ihren Scheren aus dem Wasser, oder wird eine Schere von einem anderen Hummer gekniffen, oder sind die Tiere in Haufen zusammengepackt, besonders für den Wintermarkt, so brechen die Scheren oft ab, und man sagt, daß der Transport von Hummern zu dieser Jahreszeit dadurch oft mit ganz erheblichen Verlusten verknüpft ist. Die breiten Scheren der Hummern sind sehr schwer, ihre Basis dagegen ist an der Bruchstelle relativ sehr dünn, so daß schon das bloße Gewicht der Schere, wenn sie sich außerhalb des Wassers befindet, das Bein so belasten kann, daß es abbricht. Hier wird also das Organ durch sein eigenes Gewicht geschädigt. Hummern scheinen indessen ihre Scheren auch unter weniger erschwerenden Bedingungen leicht zu verlieren. Rathburn[1]) behauptet, daß von 100 Exemplaren, welche zu zoologischen Zwecken in der Narragansettbay im Jahre 1880 gesammelt wurden, volle 25 °/₀ eine der beiden Scheren, und einige sogar beide Scheren verloren hatten. Herrich[2]) führt aus, daß von 127 Hummern, welche im Dezember und Januar 1893/94 in Woods-Hole gefangen wurden, 54 oder 42,5 °/₀ nur eine oder gar keine Scheren hatten.

Die Autotomie der Arme des Seesternes ist oft zur Beobachtung gelangt.[3]) Bei sehr vielen Formen werden die Arme nahe der Basis

---

1) The fisheries and Fishering Industries of the U. S. Washington 1887.

2) The American lobster, Bull. U. S. Fish. Comm., 1895.

3) Réaumur hat im Jahre 1742 die ersten derartigen Beobachtungen gemacht. Spallanzani beschreibt das Gleiche, ebenso wie eine große Menge von späteren Autoren.

abgeworfen. Hebt man das Tier einfach bei einem Arm auf, so bricht dieser nicht ab, wenn er aber verletzt wird, so zieht er sich zusammen und bricht ab. Der abgeworfene Arm kann bei den meisten Formen keine neuen Seesterne regenerieren. Doch ist Seite 141 erwähnt worden, daß einige Fälle in der Literatur vorkommen, bei denen der Arm diese Fähigkeit dennoch besessen zu haben scheint. King hat gefunden, daß unter 940 von ihr untersuchten Seesternen (*Asterias vulgaris*) sich 206 oder 10,76 % befanden, welche neugebildete Arme hatten. Bei allen diesen ging die Regeneration, mit einer einzigen Ausnahme, von der Basis aus. Das Wachstum eines neuen Armes von der Basis aus schreitet, wie in Fig. 39, *A* gezeigt wird, rascher vor, als wenn der Arm in irgend einer anderen Höhe abgeschnitten wird. Aber trotz des langsameren Wachstums wird ein Arm, der ziemlich weit distalwärts abgetrennt wurde, schließlich doch früher fertig sein, als ein anderer, der zur selben Zeit seine Entwicklung von der Basis des alten Armes aus genommen hat. Dieser Unterschied in der Schnelligkeit des Wachstums kann also nicht etwa als eine für die Regeneration nützliche Anpassung angesehen werden und also auch nicht der Grund sein, daß der verletzte Arm immer nahe der Scheibe abgeworfen wird.

Bei den Schlangensternen (Ophiuren) bricht der Arm leichter als bei den Seesternen ab und gleichmäßig in jeder Höhe. Hält man das Tier einfach an einem Arme fest und quetscht ihn, so wird er meistens direkt hinter der Stelle, wo man ihn hält, abgeworfen. Quetscht man dann das Tier an der frischen Bruchstelle, so wird wiederum ein kleines Stück abgeworfen, und auf diese Weise kann man den Arm Stück für Stück bis zu seiner Basis zur Autotomie bringen. Regenerationen finden von jeder Stelle aus statt, und bis jetzt liegen keinerlei Beobachtungen darüber vor, ob die relative Wachstumsgeschwindigkeit der neuen Arme in den verschiedenen Höhen verschieden ist.

Bei dem Palolowurm wird das hintere Ende des Körpers zu gewissen, ganz bestimmten Zeiten des Jahres abgeschnürt. Das autotomierte Stück, das die Reproduktionsorgane enthält, schwimmt an der Oberfläche des Wassers, setzt dort seine Eier oder Spermien aus und stirbt dann ab. Man sagt, daß die Stücke sehr schnell, und zwar mit dem Schwanz nach vorn, schwimmen. Das Interessanteste an dieser Autotomie beim Palolowurm ist die Regelmäßigkeit, mit der sie allemal zu einer ganz bestimmten Zeit des Jahres stattfindet. Das Geschlechtsstück des pazifischen Palolowurms, welcher die Küsten der Samoa- und Fidjiinseln bewohnt, pflegt in dem letzten Viertel des Oktobers und anfangs November auszuschwärmen, während das des atlantischen Palolo, nach Mayer, in der letzten Juliwoche abgeworfen wird.

Einen weiteren, recht eigenartigen Fall von Autotomie kennt man bei den Holothurien. Wenn das Tier irgendwie belästigt wird, können

das Cuviersche Organ, oft selbst die gesamten Eingeweide ausgespieen werden. Es wird dann ein ganz neuer Verdauungstraktus gebildet.[1])

In der Klasse der Mollusken können die Prosobranchier Helicarion und Harpa ihre Schwanzspitze abwerfen, ebenso Aeolis und Tethys, Opistobranchier aus der Unterordnung der Nudibranchier ihre Rückenpapille.

Octopus Defilipi, der Teufelsfisch, kann seine Arme abwerfen, doch besitzen nicht alle Familien der Cephalopoden diese Fähigkeit. Auch in der Klasse der Lamellibranchiaten kommt Autotomie vor, und zwar können *Lima hians* und *Lima inflata* die Tentakel an den Mantelrändern abwerfen.

Bei den Echinodermen wissen wir, daß sehr oft die Pedicellarien (Saugfüßchen) der Seeigel verloren gehen. Es spricht sehr viel dafür, daß dies durch Autotomie geschieht.

Auch unter den Tausendfüßlern kennen wir mehrere Arten, die ihre Beine an einer ganz bestimmten Stelle nahe der Basis abwerfen können, falls dieselben in einer beliebigen Höhe verletzt werden; z. B. habe ich selbst oft beobachtet, daß *Scutigera forceps* ihre Beine abwirft, wenn man das Tier an einem Bein hält oder dasselbe verletzt, ja sogar dann, wenn man das Tier in eine tötende Flüssigkeit wirft. Unter den Insekten können die Fang- und Gespenster-Heuschrecken (Mantis und Phasma) gleichfalls ihre Beine in einer ganz bestimmten Höhe abwerfen, wie das schon von Scudder, in neuerer Zeit von Bordage und jüngst erst von Godelmann beschrieben worden ist. Von dem Stummel des alten Beines aus werden neue Beine regeneriert, wie das schon seit langem bekannt ist.[2]) Andere Insekten besitzen das Vermögen, ihre Beine abzuwerfen, nicht. Über die Fähigkeit der Insekten, Beine, die zufällig verloren wurden, wieder zu regenerieren, wissen wir nur wenig. Z. B. können Schwaben den Tarsus regenerieren, wenn er zufällig verloren oder abgeschnitten wurde, doch werden in diesem Falle stets weniger Segmente regeneriert als am normalen Tier vorhanden sind. Newport hat gefunden, daß die echten Beine der Raupen während des Puppenstadiums regeneriert werden können, wenn sie vor diesem Stadium abgeschnitten wurden.

Während nun die Mantiden und Phasmiden, wenn sie ihre Beine abgeworfen haben, neue regenerieren, vermag der gemeine Grashüpfer zwar seine hinteren Beine an der Basis zu autotomieren, wenn sie distal verletzt werden, neue kann er jedoch nicht bilden. Auch die Beine von einigen Pycnogoniden können an der Basis abgeworfen und dann neu regeneriert werden.

---

[1]) Dieser Vorgang ist von Dalyell, Semper, Minchin und noch vielen anderen beobachtet worden.

[2]) Müller, Elements of physiology, 1887.

Ein weiteres Beispiel von Autotomie finden wir bei den Termiten, den sogenannten weißen Ameisen, welchen nach dem Hochzeitsfluge ihre Flügel nahe der Basis abbrechen. Dort befindet sich eine ganz bestimmte, präformierte Bruchstelle. Die echten Ameisen verlieren gleichfalls ihre Flügel nach dem Hochzeitsfluge, aber es scheint, als ob sich bei diesen keine bestimmte Bruchstelle an der Basis der Flügel befindet, so daß man den Vorgang kaum als Autotomie wird bezeichnen können. Diese Fälle unterscheiden sich von der gewöhnlichen Autotomie auch dadurch, daß die verloren gegangenen Organe nicht wieder regeneriert werden.

Es ist beobachtet worden,[1] daß, wenn man das Bein einer Tarantel in irgend einer Höhe distal von der Hüfte abschneidet, das Tier das verwundete Bein mit seinen Kiefern dicht an der Hüfte abbeißt. Bei anderen Spinnenarten kommt das nicht vor. Doch hat Schultz beobachtet, daß, wenn die Beine unter natürlichen Verhältnissen verloren gehen, sie in den meisten Fällen dicht unterhalb der Hüfte abgebrochen sind. Schultz hat ferner gefunden, daß die Beine von dieser Stelle aus besser regenerieren als von jeder anderen. Es scheint mir indessen ein etwas voreiliger Schluß zu sein, wenn man nun ohne jeden weiteren anderen Beweis behauptet, daß die Gewohnheit der Tarantel, ein verwundetes Bein dicht an der Hüfte abzubeißen, zugleich mit der größeren Regenerationsfähigkeit dieser Stelle erworben worden sei. Es ist möglich, daß die Verletzung einen Reiz auf das Tier ausübt, sich das Bein soweit als möglich abzubeißen. Es würde sicherlich außerordentlich interessant sein, wenn die Tarantelspinne diese Gewohnheit zur selben Zeit wie die bessere Regenerationsfähigkeit des Beines von der Basis aus erworben hätte, da ja offenbar das Bein auch in jeder anderen Höhe sehr gut regenerieren kann, wie man z. B. bei den Epiriden sieht.

In diesem Zusammenhange möchte ich noch auf eine Beobachtung aufmerksam machen, die ich beim Einsiedlerkrebs oft gemacht habe. Wird diesem Tier ein Bein distal von der Bruchstelle abgeschnitten, so kann es vorkommen, daß es zuerst nicht gleich abgeworfen wird; dann packt der Krebs mit den Scheren der ersten Beine den Stummel und zieht so lange daran bis das genügende Gegengewicht da ist, um das Bein an der präformierten Bruchstelle abwerfen zu können. Ich kann mir nicht denken, daß dieser Instinkt des Tieres in irgend einem ursächlichen Zusammenhang mit der besseren Regenerationsfähigkeit des Beines von der Hüfte aus stehen sollte, wie verlockend eine solche Hypothese auch sein mag.

---

[1] Wagner, 1887.

Die Theorie der Autotomie.

Eine Anzahl von Autoren hat darauf hingewiesen, daß es für ein Tier unter gewissen Bedingungen offenbar ein sehr großer Vorteil sein müßte, einen Teil seines Körpers abwerfen und so seinen Feinden entrinnen zu können. Man führt an, daß, wenn eine Krabbe von einem Feind an einem Bein gefaßt wird, das Tier sein Leben auf Kosten dieses Beines rettet, und da es ja die Fähigkeit hat, ein neues Bein zu regenerieren, bei diesem Opfer noch ein ganz gutes Geschäft macht. Auch die Holothurie, welche ihre Eingeweide ausstößt, soll dies tun, um ihrem Feinde eine vorläufige Beute zu opfern und so ihr Leben auf Kosten ihrer Eingeweide zu retten. Glaubt man nun einmal bewiesen zu haben, daß das Vermögen der Autotomie ein sehr nutzbringendes ist, so wird natürlich daraus sofort weiter geschlossen, daß es durch Naturzüchtung erworben sein muß! Und ebenso soll nach der allgemeinen Weismann-Darwinistischen Anschauung die Autotomie eine Anpassung an die Regeneration sein, da in gewissen Fällen, wie gerade z. B. beim Krabbenbein, an der präformierten Bruchstelle die Bedingungen für die Regeneration bessere sind als an irgend einer anderen Stelle. Weil also das eine Mal eine weit geringere Blutung eintritt, wenn das betreffende Organ an der präformierten Bruchstelle abgeschnitten wird, nämlich beim Krabbenbein, und weil ein anderes Mal, beim Seesternarm, die Wunde sich viel rascher schließt, wenn er an der Basis abbricht, glaubt man annehmen zu dürfen, daß wir es in beiden Fällen mit Anpassungen an zufällige Unglücksfälle zu tun haben und daß diese Anpassung durch Naturzüchtung erworben ist.

Eine Besprechung dieser Sonderfrage führt uns natürlich wieder auf die allgemeine Besprechung der Theorie über Naturzüchtung überhaupt zurück. Wir haben schon an früheren Stellen (p. 148—152) zu zeigen versucht, daß wir es nicht für gerechtfertigt halten, anzunehmen, daß eine Eigenschaft nur deshalb, weil sie nützlich ist, garnicht anders als durch Naturzüchtung erworben sein kann. Selbst wenn wir zugeben, daß an der ganzen Naturzüchtung überhaupt etwas Wahres ist, so folgt daraus noch lange nicht, daß alle den betreffenden Tieren nützliche Eigenschaften nur unter der Leitung dieses Faktors erworben sein können. Wir wollen daher von einer allgemeinen Diskussion der Frage hier absehen und uns darauf beschränken zu fragen, ob der Prozeß der Autotomie durch Naturzüchtung erworben sein kann, oder ob wir die Entstehung der Autotomie auf andere Faktoren zurückführen müssen.

Vom Standpunkt der Selektionstheorie müßten wir annehmen, daß einmal in grauer Vergangenheit das Bein irgend eines Krebses oder einer Krabbe nach einer Verletzung zufälligerweise an der einen oder der anderen Stelle leichter abgebrochen wäre und daß die Regeneration

an dieser Stelle ebensogut oder selbst besser als irgendwo anders vor sich gegangen wäre. Weiterhin müßten wir annehmen, daß die Tiere, bei welchen das Abbrechen zufällig an dieser bestimmten Stelle vorkam, eine größere Überlebenschance gehabt hätten wie alle ihre Genossen. Daraus könnte man mit einiger Berechtigung folgern, daß mit der Zeit mehr Tiere, die so begünstigt waren, hätten zurückbleiben müssen. Aber diese Annahmen genügen noch nicht, sondern wir müssen noch weiterhin annehmen, daß diese speziellen Variationen sich leicht auf die Deszendenten vererben konnten und daß unter den Formen, welche überlebten, einige denselben Mechanismus in noch höherem Grade ausbildeten, und so also durch immer neue Selektion ein weiterer Fortschritt in der Richtung der Autotomie gemacht worden wäre. Mir scheint, daß dies ein klares, wenn auch kurzes Schema ist, wie nach der allgemeinen Annahme die Selektion arbeiten muß. Gehen wir nun aber tiefer auf die Frage ein und prüfen wir, ob das schließliche Resultat auf diesem hypothetischen Wege auch wirklich erreicht werden kann. Die Schwierigkeit, daß eine so große Anzahl von Hilfshypothesen aufgestellt werden muß, um die ganze Reihe von Veränderungen zu erklären, wollen wir für den Augenblick einmal ganz außer Erwägung lassen. Es ist nicht schwierig zu zeigen, daß, selbst wenn wir alle diese Annahmen und Hilfsannahmen als zutreffend ansehen, das schließliche Resultat eben doch nicht erreicht werden kann. Erstens einmal sind alle die Krabben, die in jeder Generation überhaupt nicht verletzt worden sind, ganz außer Rechnung gelassen. Unter diesen wird es zwar sicher immer einige gegeben haben, welche diese spezielle Variation ebensogut entwickelt hatten wie die besten unter denen, welche verwundet worden waren; aber ebenso auch andere, bei welchen diese Fähigkeit gleich oder unter dem Durchschnitt war. Diese beiden letzten Klassen müssen nun aber nach den Prämissen der Hypothese zahlreicher gewesen sein als die Individuen der ersteren. Auch darf man doch nicht vergessen, daß die unverletzt gebliebenen Tiere, was Vermehrung und Widerstandskraft gegen die Angriffe ihrer Feinde betrifft, allen überhaupt verletzten Tieren gegenüber, auf jeden Fall im Vorteil waren. Infolgedessen müßten diese noch mehr als die zwar Verletzten aber Regenerationsfähigen imstande gewesen sein, eine große Nachkommenschaft zu hinterlassen. Und selbst wenn wir annehmen, daß diejenigen, welche verletzt worden sind, und ihr Bein an der günstigsten Stelle abgeworfen haben, sich mit den Unverletzten kreuzten, so würde doch nichts oder doch sehr wenig für die Selektionshypothese gewonnen sein, weil nach den eigenen Prinzipien Darwins durch Kreuzung die Extremvariationen auf den Durchschnitt zurückgedrückt werden.

Durch Naturzüchtung kann im besten Falle das Resultat nur dann zustande gebracht werden, wenn alle Individuen in jeder Generation ein

oder mehrere ihrer Beine verlieren, und unter diesen nur die übrig bleiben, welche ihr Bein an der günstigsten Stelle abbrechen. Nun hat aber die direkte Beobachtung gelehrt, daß eine derartige allgemeine Schädigung durchaus nicht angenommen werden kann, da man immer nur einen geringen Prozentsatz, etwa 10 %, mit regenerierenden Beinen findet. Da die Zeit, welche notwendig ist, um ein Bein vollständig zu regenerieren, selbst im Sommer sehr lang ist, so gibt uns dieser Prozentsatz eine ungefähre Idee über den Grad von Ausgesetztheit der Beine. Es ist doch recht merkwürdig, daß diejenigen, welche ganz frisch und frank behaupteten, daß die Autotomie, weil sie eine nützliche Eigenschaft ist, deshalb auch durch Naturzüchtung erworben sein muß, sich nicht die Mühe genommen haben auszuarbeiten, wieso auf diesem Wege diese Eigenschaft hat erworben werden können. Hätten sie das versucht, so hätten Ihnen die großen Schwierigkeiten, welche ihrer Annahme im Wege stehen, meiner Meinung nach nicht entgehen können.

Auf weitere Schwierigkeiten stößt man, wenn man bedenkt, daß ja jedes Bein einer Krabbe denselben Mechanismus besitzt. Die Idee, als ob in jedem einzelnen Bein durch spezielle Naturzüchtung derselbe Mechanismus für sich gesondert erworben worden wäre, müssen wir doch wohl von vornherein als unsinnig zurückweisen. So werden wir gezwungen, anzunehmen, daß eine Krabbe in allen ihren Beinen zur selben Zeit und in derselben Richtung variiert. Und wenn das wahr ist, so ist es klar, daß die Grundprinzipien der Variation überhaupt ein viel wichtigerer Faktor sind, als die Auslese der extremsten Variationen. Dieselben Gesetze, welche bestimmen, daß ein einziges Individuum besser als die anderen Individuen derselben Art in einer nützlichen Richtung variiert, müssen, meiner Meinung nach, auch für das Variieren der ganzen Art Geltung haben. Wenn wir also zugeben, daß Naturzüchtung als Ursache der verschiedenen individuellen Variationen keine Rolle spielen kann, so müssen wir logischer Weise schließen, daß sie überhaupt gänzlich außer Betracht bleiben muß, und daß die individuellen Variationen ihre eigenen Prinzipien haben, welche aus sich selbst heraus und ohne die Hilfe derartiger unbewiesener Hypothesen das schließliche Resultat schaffen. Aber auch die Lamarkschen Prinzipien des Gebrauches und Nichtgebrauches können keine Erklärung der Autotomie liefern, da ja die Gegend, wo sich die präformierte Bruchstelle befindet, weder die schwächste Stelle des Beines, noch auch die ist, an welcher das Bein am leichtesten verletzt werden kann.

Auch der Annahme, daß die Fähigkeit der Autotomie eine Fundamentaleigenschaft der lebenden Substanz, gewissermaßen ein Ausfluß ihrer Regulationsfähigkeit ist, können wir nicht beistimmen, da sie ja nur unter ganz speziellen Bedingungen und an ganz speziellen Stellen des Körpers vorkommt. Wenn es auch nicht ganz unmöglich ist, bei den Krustaceen, Myriapoden und Insekten die Fähigkeit ein Bein zu

autotomieren, auf ein gemeinsames Prinzip zurückzuführen, so ist es doch zum mindesten nicht sehr wahrscheinlich, weil dieser Prozeß ja in jeder Gruppe nur in einer geringen Anzahl von Formen vorkommt. Und gar die Autotomie der Flügel bei den Termiten, welche ebenfalls längs einer vorexistierenden Bruchfläche stattfindet, muß in dieser Familie sicherlich ganz selbständig erworben worden sein. Ebenso ist doch das Abbrechen des Fußendes bei Helicarion eine ganz besondere Erwerbung dieser Familie innerhalb der Klasse der Mollusken.

Bordage hat die Idee ausgesprochen, daß die Entwicklung einer präformierten Bruchstelle am Beine von Mantis infolge des Häutungsprozesses erworben worden ist. Er hat beobachtet, daß nach erfolgter Häutungsperiode das Bein manchmal nicht durch die schmale Öffnung an seiner Basis hindurchgezogen werden konnte, und so hätte das Tier, wenn es das Bein nicht hätte abbrechen können, an das alte Exoskelett angefesselt bleiben müssen. Dem entrinnt es, indem es das Bein einfach abwirft. Die infolge dieser Verhältnisse erworbene Eigenschaft, sein Bein abwerfen zu können, benutzt das Tier dann auch, wenn sein Bein von Feinden festgehalten oder verletzt wird und kann so dem Verderben entrinnen. Die Tatsache, daß die Makruren nur an den beiden ersten Beinpaaren eine präformierte Bruchstelle besitzen, scheint zugunsten dieser Deutung zu sprechen. Indessen besitzen bekanntlich die Brachiuren denselben Mechanismus auch an den schmalen Schreitbeinen, die, wie man annehmen sollte, leicht aus der alten Hülle herausgezogen werden können. Auch müssen wir bedenken, daß ja gar keine Beobachtungen darüber existieren, ob denn bei Brachiuren und Makruren, ebenso wie das Bordage bei Mantis festgestellt hat, auch das Bein oft aus dem alten Exoskelett nicht mit herausgezogen werden kann und geopfert werden muß, außer wenn das Bein vorher distal von der präformierten Bruchstelle verletzt worden war.

Unsere Analyse führt uns also zu dem Schluß, daß wir die Fähigkeit der Autotomie weder auf rein innere Ursachen zurückführen können in dem Sinne etwa, daß sie eine allgemeine Regulationsfähigkeit des lebenden Protoplasmas darstellt, noch auf eine äußere Ursache in dem Sinne, daß sie eine durch Vererbung fixierte Anpassungsreaktion auf zufälligen Verlust ist. Dann bleibt nur noch eine einzige Möglichkeit übrig, nämlich daß sie ein Resultat von beiden Faktoren zusammen ist, oder in anderen Worten, diese Eigenschaft haben die Tiere im Zusammenhang mit den Bedingungen, unter denen sie leben, erworben, oder noch anders ausgedrückt, sie ist eine adaptive Antwort der Organismen auf ihre Lebensbedingungen.

Tiefer können wir beim augenblicklichen Stande unseres Wissens in dieses Problem nicht eindringen. Es ist ja auf der einen Seite zwar sehr wahrscheinlich, daß Tiere und Pflanzen Eigenschaften erwerben können, die ihnen für ihre speziellen Lebensbedingungen sehr nützlich

sind, selbst solche, welche nicht von ausschlaggebender Wirkung im Kampfe um Leben und Tod sind, wie aber diese Erwerbungen im Laufe der Entwicklung zustande kommen und fixiert werden, davon fehlt uns bisher noch auch nur der Schatten einer Erkenntnis. Die Annahme scheint gewiß sehr plausibel zu sein, daß eine nützliche Eigenschaft durch die Wechselwirkung von Organismus und Umgebung erworben wird, indessen kann es sich auch gerade umgekehrt verhalten, es könnte nämlich auch so sein, daß Funktion und Struktur sich unabhängig von der Umgebung entwickelt haben, und der Organismus dann, nachdem er diese neue Fähigkeit erworben hat, eine andere Umgebung aufsuchte, zu welcher dann die neuen Eigenschaften besser passen. Bewahrheitet sich die letztere Annahme, so ist es ganz vergeblich, danach zu forschen, auf welche Art und Weise der Einfluß der Umgebung eine Anpassung bewirken kann. Es bestehen dann zwischen Organismus und Umgebung keine kausalen Beziehungen mehr im Verhältnis von Ursache und Wirkung, sondern solche ganz anderer Art, daß nämlich die Organismen durch ihre Struktur auf eine Umgebung, in welcher sie existieren und sich fortpflanzen können, beschränkt werden.

IX. Kapitel.

Pfropfung und Regeneration.

Man kann Stücke derselben oder verschiedener Tiere oder Pflanzen mit einander verheilen. Mittels dieser Methode ist es möglich, eine Anzahl von wichtigen Sonderproblemen zu studieren, da die aufgepfropften Stücke oft in ganz besonderer Weise regenerieren. Die allerersten Experimente dieser Art bei Tieren sind die von Trembley, welcher verschiedene Stücke von Hydra aufeinanderpfropfte. Bei den Pflanzen ist ja die Pfropfungsoperation schon seit langer Zeit bekannt.[1]) Trembley schnitt eine Hydra in zwei Teile und vereinigte dann die Teile an ihren Schnittflächen wieder miteinander, dieselben vermochten wieder zusammenzuheilen, sodaß das ursprüngliche Tier vollständig wiederhergestellt wurde. Regenerationsprozesse finden an der Vereinigungsstelle nicht statt. Ebenso gelang es ihm, die vordere Hälfte eines Individuums mit der hinteren eines anderen zusammenzuheilen, und so ein vollständig normales Einzelindividuum zu erzeugen. Eine dauernde Vereinigung zwischen Stücken verschiedener Spezies zu erzielen, ist ihm nicht gelungen.

In neuerer Zeit hat Wetzel diese Pfropfungsexperimente bei Hydra wiederholt. Nach seinen Befunden können sowohl die beiden vorderen Hälften zweier quer halbierten Hydren mit ihren aboralen Schnittflächen (Fig. 57, *B*) als auch die beiden hinteren mit ihren oralen Schnittflächen (Fig. 57, *A*) aneinandergeheilt werden. Diese gleichartigen Stücke heilen genau so leicht aneinander wie die ungleichartigen Stücke es bei den Trembleyschen Experimenten getan hatten. Nach und nach treten indessen in diesen Fällen doch regenerative Vorgänge an den Schnittflächen auf. Wenn z. B. zwei vordere Stücke mit ihren aboralen Schnittflächen vereinigt worden sind, so entwickeln sich nach zwei oder drei Tagen ein oder zwei Regenerationsknospen direkt auf oder in der Nähe der Vereinigungsstelle, die dann zu neuen Füßen auswachsen. Zum Schluß trennen sich endlich die beiden neuentstandenen Individuen nach und nach voneinander. Und ebenso entwickeln sich an der Vereinigungsstelle, wenn zwei hintere Stücke mit ihren oralen Schnittflächen zu-

[1]) Literatur über Pfropfung bei Pflanzen siehe bei Vöchting, 1884.

sammengeheilt sind, in der Regel zwei Tentakelkreise, einer auf jeder Seite. Dann schnüren sich die Stücke voneinander ab und bilden zwei Hydren. Bei einem weiteren Versuch wurde der Kopf und ein Teil des Fußes einer Hydra abgeschnitten, und dann der Kopf mit seiner aboralen Schnittfläche an der Unterseite des dazwischen

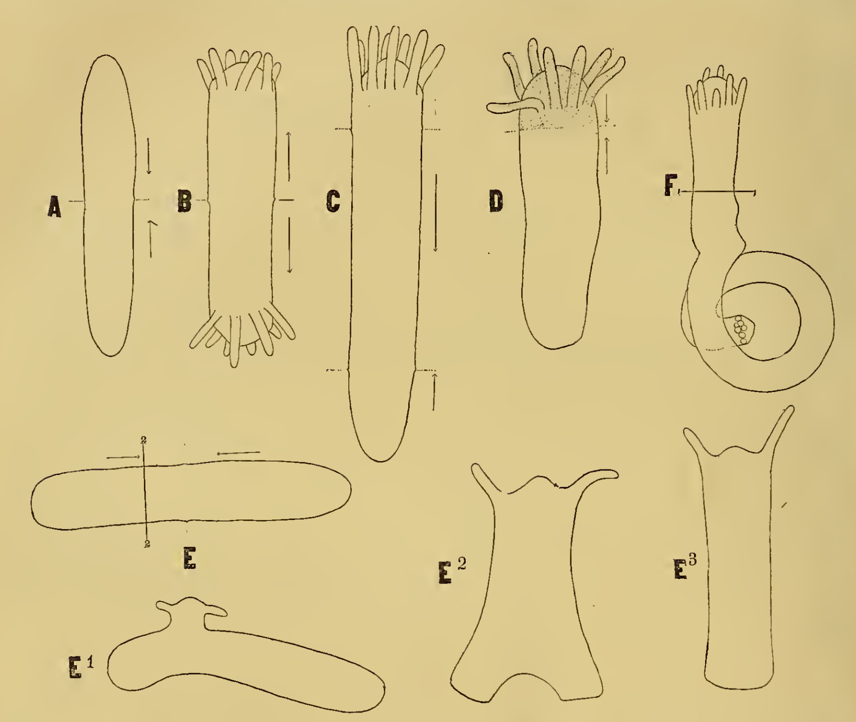


Fig. 57. *A* zwei hintere Stücke von Hydra mit den oralen Schnittflächen vereinigt. *B* zwei vordere Stücke mit den aboralen Schnittflächen vereinigt. *C* eine »Überhydra«, die durch Vereinigung von drei Stücken hergestellt wurde. Das mittlere Stück ist mit umgekehrter Polarität orientiert. *D* nach Peebles. Zwei hintere Stücke von *Hydra fusca* wurden mit den oralen Enden vereinigt und dann das eine nahe der Vereinigungsstelle abgeschnitten. Von der aboralen Schnittfläche entwickelt sich ein Hydrant. *F* Vereinigung eines Freßpolypen mit einem Wehrpolypen von Hydractinium. Der erstere wird nachher längs der Linie 1—1 abgeschnitten. *E* Vereinigung von zwei hinteren Stücken von Hydra mit den oralen Enden. Darnach Amputation längs der Linie 2—2. E^1 neuer Kopf, der in der Gegend der Vereinigung regeneriert ist, während sich am Schnittende ein Fuß gebildet hat. E^2, E^3 Verschmelzung von zwei Teilstücken zu einem Einzelindividuum.

übrig gebliebenen Stückes angeheilt, sodaß er also nunmehr nach unten gerichtet war. Auf das orale Ende dieses Stückes wurde die hintere Hälfte einer quer halbierten Hydra mit ihrem oralen Ende aufgepfropft, also ebenfalls in verkehrter Orientierung. Auf diese Weise wurde also ein ganz neues künstliches Individuum erzeugt (s. Fig. 57, *C*),

dessen Mittelstück umgekehrt polarisiert war wie die beiden Endstücke. Die Vereinigung dieser drei Stücke war eine so vollständige, daß nicht einmal eine Anschwellung oder eine Einschnürung die Stelle der Verschmelzung andeutete. Nach sechs Tagen erschien etwa in der Gegend der Vereinigung des hinteren und des mittleren Stückes eine normale Knospe, aus welcher sich eine neue Hydra entwickelte, die sich nach wenigen Tagen von dem Muttertier abschnürte. Das zusammengesetzte Tier befand sich in bester Gesundheit und fraß eine Menge Daphnien. Es wurde 24 Tage lang beobachtet, blieb vollständig normal und erzeugte noch eine ganze Reihe neuer Knospen.

Bei einigen anderen Experimenten derselben Art bildete sich da, wo die beiden aboralen Enden aneinanderstießen, ein neuer Fuß zur Ergänzung des Kopfstückes, und das so entstandene Tier schnürte sich ab. In noch einem anderen Falle bildete sich ein neuer Mund mit Tentakeln, an der Stelle, wo die oralen Enden miteinander vereinigt waren.

Bei einer anderen Versuchsreihe wurden die vorderen Enden von zwei Hydren abgeschnitten und mit ihren aboralen Schnittflächen vereinigt.[1]) Dann wurde einer der beiden Komponenten direkt hinter dem Tentakelkranz abgeschnitten. Nach fünf Tagen bildeten sich an der Schnittfläche, also an einem oralen Ende, zwei kurze Höcker, aus denen ein neuer Fuß entstand, mit welchem das Tier sich selbst befestigen konnte. In diesem Falle hatte sich also an einem oralen Ende ein Fuß gebildet. Indessen geht es aus Wetzels Beobachtungen nicht mit genügender Klarheit hervor, ob nun die Bildung eines neuen Fußes an einem eigentlich oralen Ende auf den Einfluß des anderen Komponenten zurückzuführen ist, oder ob wir es hier mit einem Fall von Heteromorphose zu tun haben, die unabhängig von der Anwesenheit des anderen Komponenten entstanden ist. Da aber doch Heteromorphosen bei isolierten Stücken von Hydra niemals beobachtet worden sind, so spricht alle Wahrscheinlichkeit dafür, daß das Resultat auf die Einwirkung des anderen Komponenten zurückzuführen ist. Peebles hat eine Anzahl ähnlicher Experimente ausgeführt und hatte ihre spezielle Aufmerksamkeit dabei besonders auf diesen Punkt gerichtet. 15 Vorderstücke von Hydra wurden paarweise mit ihren aboralen Schnittflächen miteinander vereinigt, und dann immer von einem Komponenten die Hälfte abgeschnitten, sodaß ein freies orales Schnittende zurückblieb. Von diesen bildeten fünf an dieser Schnittfläche einen neuen Kopf und dann in der Gegend der Vereinigungsstelle einen Fuß, mittels dessen das Tier sich festheftete. Zwei andere regenerierten an der Schnittfläche überhaupt nicht, setzten sich jedoch

---

[1]) Die Vereinigung geschah bei diesen und ähnlichen Experimenten so, daß die Stücke mit einer Borste aneinander gesteckt wurden.

mit Hülfe eines Fußes fest, der ebenso wie bei den vorigen Fällen gebildet wurde. Drei Exemplare fixierten sich mit dem freien oralen Schnittende, ohne indessen einen charakteristischen Fuß zu entwickeln. Ein solcher wurde in gar keinem Falle gebildet. Diese Befunde zeigen, daß irgend ein innerer Faktor vorhanden sein mußte, der die Bildung eines neues neuen Kopfes und neuer Tentakel verhinderte, da ja bei isolierten Stücken von Hydra sich ein solcher immer an einer oralen Schnittfläche bildet. Bei einer weiteren Reihe von Experimenten wurden hintere Enden mittels ihrer oralen Schnittflächen paarweise vereinigt und dann gleichfalls von einem der beiden Komponenten die Hälfte abgeschnitten (Fig. 57, *E*). Es bildete sich dann in der Gegend der Vereinigung ein neues Hypostom mit Tentakeln, während sich an der aboralen Schnittfläche immer ein neuer Fuß entwickelte (Fig. 57, E^1). So war also schließlich ein Tier mit einem Kopf und zugehörigem Tentakelkranz und zwei Körpern und zwei Füßen entstanden. Die Körper verschmolzen dann nach und nach miteinander (Fig. 57, E^2). Wenn die fortschreitende Verschmelzung bis in die Gegend der Füße gelangt war, vereinigten sich auch diese zu einem einzigen Fuße, sodaß zum Schluß nur noch eine einzige Hydra vorhanden war (Fig. 57, E^3).

Bei der nächsten Versuchsreihe wurden 22 hintere Enden in derselben Weise miteinander vereinigt und dann ebenfalls einer der beiden Komponenten zur Hälfte abgeschnitten. In fünf Fällen entwickelte sich an der so entstandenen aboralen Schnittfläche des kleineren Stückes ein neuer Kopf (Fig. 57, *D*). Es ist klar, daß in diesem Falle die Anwesenheit des anderen Komponenten den Faktor darstellt, der die Entwicklung eines aboralen Kopfes bewirkt hatte. In einem Falle bildete sich ein neuer Kopf sowohl an dem aboralen Schnittende als auch in der Gegend der Vereinigung. In den übrigen 16 Fällen bildeten sich die neuen Köpfe, wenn überhaupt welche entstanden, nur in der Gegend der Vereinigung. Peebles behauptete, daß es nur dann znr Regeneration eines aboralen Kopfes kommt, wenn der Schnitt sehr nahe von der Vereinigungsstelle gelegt wird.

Die allgemeinen Schlußfolgerungen, die man aus diesen Experimenten ziehen muß, sind also folgende: Werden Stücke von Hydra gleichpolig orientiert, das heißt mit ihren ungleichen Schnittflächen miteinander vereinigt, so bildet sich ein Singularindividuum, ohne daß in der Gegend der Vereinigung irgendwelche Regeneration auftritt. Werden die Stücke aber mit ihren homologen Schnittflächen, also ungleichpolig orientiert, vereinigt, so kann nichtsdestoweniger eine vollständige Zusammenheilung erfolgen. Es treten dann aber später an der Stelle der Vereinigung regenerative Prozesse auf. Selbst das Vorhandensein einer freien Schnittfläche an einem der beiden Komponenten kann dieses Resultat im wesentlichen nicht beeinflussen. Freilich kommt es hin

und wieder zur Bildung von Heteromorphosen an einem der beiden Stücke, wodurch dann auch das Auftreten von regenerativem Geschehen in der Gegend der Vereinigungsstelle manchmal unterdrückt werden kann. Aus den Experimenten geht nicht klar hervor, ob man die Heteromorphose an dem kleineren Komponenten auf eine Art umpolarisierender Wirkung des größeren zurückführen muß, oder ob sie dadurch zustande kommt, daß die Potenzen der oralen Schnittfläche des kleineren Komponenten (durch die Vereinigung mit der oralen Schnittfläche des größeren) paralysiert werden. Bei genauerer Prüfung aller in Betracht kommenden Momente scheint es mir indessen am wahrscheinlichsten, daß von dem größeren Komponenten aus ein direkter umpolarisierender Einfluß auf den kleineren ausgeübt wird.

King hat, um die Frage definitiv zu lösen, folgende Experimente ausgeführt: Sie vereinigte zwei hintere Stücke von Hydra mit ihrer oralen Schnittfläche. Nach erfolgter Verheilung schnitt sie beide Stücke nahe der Verschmelzungslinie entzwei; es entwickelte sich dann aus dem zurückgebliebenen Stück eine Singularhydra mit einem Fuß an dem einen und Tentakeln an dem anderen Ende. Schnitt sie nur eins von den Stücken ganz nahe der Verschmelzungslinie ab, so bildete sich, wie schon Peebles gefunden hatte, ein neuer Kopf an der betreffenden oralen Schnittfläche. In gleicher Weise entwickelt sich eine Singularhydra, wenn man die zwei vorderen Enden mit ihren aboralen Enden vereinigt und dann beide nahe der Verschmelzungslinie abschneidet. Schneidet man nur einen der Komponenten nahe der Vereinigungslinie ab, so bildet sich an dieser oralen Schnittfläche ein neuer Fuß. Legt man aber den Schnitt etwas weiter von der Vereinigungsstelle entfernt, so entwickelt sich von der Schnittfläche aus das ihr zukommende typische Gebilde. Diese Experimente beweisen ganz einwandsfrei, daß das größere Stück auf das kleinere einen direkten Einfluß auszuüben vermag. Ganz besonders interessant ist die Bildung eines Einzelindividuums aus zwei in ungleichpoliger Orientierung miteinander vereinigten Stücken. In diesem Falle bleibt uns nichts anderes übrig als anzunehmen, daß das eine der beiden Stücke einen stärkeren Einfluß auf das kombinierte Gebilde hat als das andere (vielleicht weil es ein klein wenig größer ist), sodaß es die Polarität des gesamten Stückes bestimmen kann. Die Annahme, daß in diesem Falle die Polarität des kleineren Stückes umgedreht wird (wahrscheinlich infolge des stärkeren Einflusses des größeren) ist in letzter Zeit durch die neuen Experimente von King voll und ganz bestätigt worden. Sie pfropfte Stücke von Hydra von verschiedener Farbe aufeinander, um so das Schicksal der verschiedenfarbigen Komponenten genau verfolgen zu können; nachdem sich die Stücke miteinander vereinigt hatten, wurden die Enden jedes Stückes in einer gewissen, aber nicht zu großen Entfernung von der Vereinigungsstelle abgeschnitten. Es zeigte sich dann, daß die

Polarität des kleineren Komponenten immer umgedreht wurde. In diesen Fällen spricht doch wohl alles dafür, daß die Umpolarisierung lediglich auf den Einfluß des größeren Komponenten zurückzuführen ist.

King hat ferner gefunden, daß, wenn zwei hintere Stücke mit ihren oralen Schnittflächen vereinigt werden, in der Vereinigungslinie ein oder zwei neue Köpfe regenerieren Fig. 58, *B*, *B*¹, *B*²), wie das ja auch schon Wetzel beschrieben hat. Vereinigt man nun ein dunkelgrünes Individuum mit einem hellgrünen, so sieht man, daß in sehr

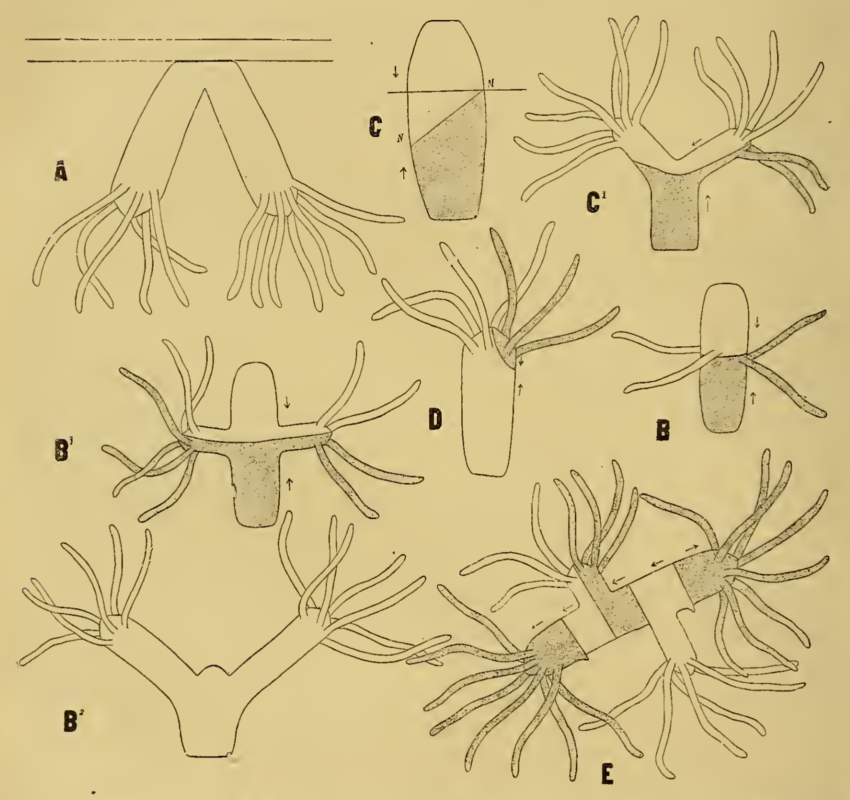


Fig. 58. Nach King. *A* Hydra durch einen Längsschnitt bis fast in die Basis geteilt. Mit den Köpfen nach abwärts hängend. Die beiden Individuen teilten sich später vollständig. *B* zwei hintere Stücke mit den oralen Schnittflächen vereinigt. *B*¹ dasselbe. Die beiden neu entstandenen Köpfe bestehen aus Material, das aus beiden Komponenten stammt. *B*² Resorption des einen Fußes mit nachfolgender Trennung der beiden Köpfe. *C* zwei hintere Stücke werden mit zwei schrägen, oralen Schnittflächen miteinander vereinigt. Das eine Stück wird dann längs der Linie abgeschnitten. *C*¹ dasselbe etwas später. Es haben sich zwei Köpfe, der eine in *N*, der andere in *M* gebildet. *D* dasselbe Experiment, bei dem sich aber nur ein Kopf in *M* gebildet hat. *E* fünf Stücke, in durch die Figur ersichtlicher Weise vereinigt. Es haben sich vier neue Köpfe gebildet, von denen einer aus Material von zwei Komponenten besteht.

vielen Fällen die neuen Köpfe von beiden Komponenten gemeinsam gebildet werden, wie das Fig. 58, B^1 zeigt. Später wird eins von den beiden hinteren Enden resorbiert und dann können die beiden Köpfe sich noch voneinander abschnüren (Fig. 58, B^1, B^2). Vereinigt man eine größere Menge von Stücken miteinander, s. Fig. 58, *E*, so bildet sich eine gleich große Anzahl von Köpfen, von denen der eine oder der andere doppelten Ursprungs sein kann. Bei diesem letzteren Experimente ist eine darauffolgende Selbstteilung der Stücke niemals beobachtet worden.

Bei einem weiteren Experimente wurden zwei hintere Enden mit schrägen Schnittflächen aneinandergeheilt (Fig. 58, *C*). Dann wurde ein Stück an der Vereinigungsstelle quer abgeschnitten, wie das der Querstrich in der Figur zeigt. Fig. 58, C^1 zeigt, was dann geschieht. Es entwickelt sich an der Schnittfläche ein neuer Kopf im Punkte *M*, der Material zu seiner Bildung aus jedem der beiden Komponenten entnimmt, und ein anderer in der Gegend von *N*, der nur aus dem Material des einen Komponenten besteht. In einem anderen Falle, der durch Fig. 58, *D* illustriert wird, entwickelte sich nur ein Kopf am Schnittende, der aus dem Material der beiden Komponenten aufgebaut ist.

Eine Reihe von Pfropfungsexperimenten anderer Art ist von Rand ausgeführt worden. Es handelte sich darum, ein Stück einer Hydra einer anderen seitlich aufzupfropfen. Zu diesem Zweck bediente Rand sich folgender Methode: In eine Platte von weichem Paraffin wird eine Rinne eingedrückt und die Platte dann auf den Boden einer mit Wasser gefüllten Schüssel gelegt. Rechtwinklig zu dieser Rinne wird eine andere Rinne gelegt, die in sie mündet. Dann wird eine Hydra in die erste Rinne gelegt und ihr mit einem Messer eine Wunde an der Seite angebracht. Dann wird eine andere Hydra in zwei Teile geschnitten und ein Stück davon so in die andere Rinne gelegt, daß die beiderseitigen Wundflächen sich innig berühren. Wenn die Operation gelingt, so heilen die beiden Hydren mit ihren freien Schnittflächen nunmehr zusammen. Das zusammengesetzte Tier kann dann aus den Rinnen herausgenommen werden. Wenn das an das Stammtier angeheilte Stück etwa die Größe einer vorderen Hälfte von Hydra besitzt, so bildet sich ein zweiköpfiges Tier, wie es Fig. 59, *B* zeigt. Wenn man nun auch das transplantierte Stück rechtwinklig zu dem Stammtier angeheilt hatte, so nimmt es doch schon nach kurzer Zeit eine mehr terminale Lage an, wie es Fig. 59, B^1 zeigt. So teilt sich das Pfropfungsindividuum bald mit dem Stammtier in die gemeinsame Basalportion. Nun beginnen die beiden Vorderenden nach und nach sich voneinander zu trennen, indem sich der Winkel zwischen den beiden Hälften immer mehr und mehr vertieft (Fig. 59, B^2), bis sich zum Schluß zwei völlig selbständige Individuen gebildet haben (Fig. 59, B^3, B^4). Entweder

teilen sich die beiden Komponenten in den ursprünglichen Fuß, oder aber das aufgepfropfte Stück bildet einen neuen Fuß, wenn die Trennung sich der Basis nähert.

Ein anderes Experiment wurde so angestellt, daß nur ein kleines Stück vom Fußende des Tieres, welches als Pfropf dienen sollte, abgeschnitten wurde. Das lange vordere Stück wurde dann (wie beim vorigen Experiment) dem Stammtier seitlich aufgepfropft. Nachdem die beiden miteinander verheilt waren, wurde ein Stück von dem Pfropf abgeschnitten, sodaß nur noch ein kleines Stück mit dem Stammtier

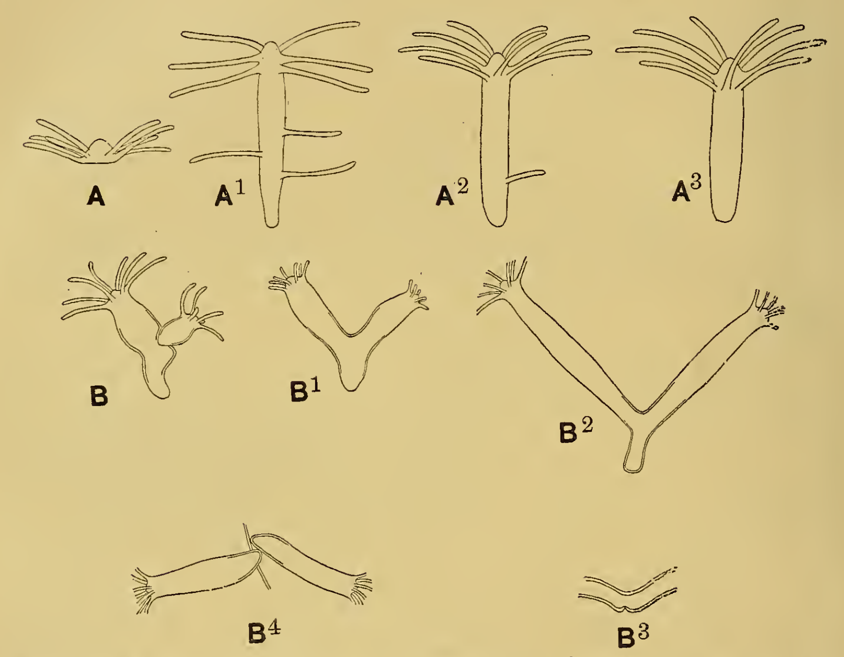


Fig. 59. Nach Rand. *A* abgeschnittener Hydrakopf nach 8 Tagen. *A*[1] nach 13 Tagen mit drei Tentakeln an falschen Stellen. *A*[2] nach 18 Tagen. *A*[3] nach 21 Tagen. Die Tentakel an falscher Stelle sind resorbiert. *B* Vorderende von *Hydra fusca* tangential auf eine andere Hydra aufgepfropft. $^1/_2$ Stunde nach der Operation. *B*[1] nach 4 Tagen. *B*[2] nach 31 Tagen. *B*[3] die Fußgegend nach 49 Tagen. *B*[4] 52. Tag. Vollendete Trennung.

vereinigt blieb. Dieses Stück regenerierte neue Tentakel und trennte sich in zwei Fällen nach und nach von dem Stammtier, genau wie bei dem vorigen Experiment. In einem dritten Falle wurde das aufgepfropfte Tier von dem Stammtier resorbiert, wenigstens bis in die Gegend der Tentakel; was dann mit diesem noch geschehen ist, konnte nicht weiter beobachtet werden. In einem vierten Falle endlich vermochte das aufgepfropfte Tier keine neuen Tentakel zu regenerieren und wurde gänzlich von dem Stammtier resorbiert. Je kürzer

das aufgepfropfte Stück ist, um so leichter wird es natürlich resorbiert. Es ist bemerkenswert, daß kurze, aber breite Ringe leichter resorbiert werden, als lange zylindrische Stücke, die dasselbe Gesamtvolumen besitzen.[1]) . Rands Befunde lehren also im allgemeinen, daß Hydren, die aufeinandergepfropft werden, auf einem von zwei Wegen ihre typische Form wieder gewinnen, entweder durch Trennung in zwei neue Individuen, oder indem der größere Komponent den kleineren resorbiert. Im ersteren Falle kommt das Resultat in derselben Weise zustande, wie wenn das vordere Ende zum Teil gespalten wird und die beiden Hälften sich nach und nach voneinander trennen. In den Fällen, in denen das aufgepfropfte Tier resorbiert wird, ist es noch nicht ganz klar, ob dasselbe gänzlich resorbiert wird und verschwindet, oder ob es, was auch nicht unwahrscheinlich scheint, direkt zu einem Bestandteil der Leibeswand wird.

Nach Hefferan wandert ein seitlich aufgepfropftes Stück von Hydra fusca solange nach vorn, bis die beiden Kopfenden sich in derselben Höhe befinden, worauf die beiden Individuen zu einem verschmelzen. Findet die Pfropfung indessen dicht am Fußende statt, so kann das aufgepfropfte Stück an der Basis wieder abgeschnürt werden. Umgekehrt wandert bei Hydra viridis ein seitlich aufgepfropftes Stück basalwärts, um dort abgeschnürt zu werden, und nur, wenn die Pfropfung sehr nahe dem Kopfe stattfindet, findet eine Verschmelzung der beiden statt.

Noch eine andere Methode der Pfropfung hat King angewendet: Sie fand, daß, wenn einer Hydra der Fuß abgeschnitten und sie dann mit ihrem freien, also aboralen Schnittende auf eine andere Hydra seitwärts aufgepfropft wird, das Schicksal der beiden Komponenten durch ihre gegenseitige Position bestimmt wird. Wenn die beiden vorderen Enden sich in das gemeinsame Fußende teilen, d. h. nur einen kleinen Winkel miteinander bilden, so schnüren sie sich nach und nach voneinander ab, indem die aufgepfropfte Hydra fußwärts wandert. Wenn das aufgepfropfte Stück sich aber nicht nach vorne biegt, sondern rechtwinklig zur Leibeswand heraussteheh bleibt, so bildet es auf seiner einen Seite in der Gegend der Vereinigungsstelle einen neuen Fuß und schnürt sich von dem Stammtier ab, ohne daß eine Wanderung basalwärts stattfindet. Wenn sich indessen das aufgepfropfte Stück so nach vorn herüberbiegt, daß der Kopf des Stammtieres nach der anderen Seite herübergeschoben wird, so schnürt sich dieser von seinem eigenen Fuß ab und läßt das aufgepfropfte Stück im Besitze desselben. Ich glaube, daß die relative Lage, welche das

[1]) Rand hat gefunden, daß, wenn ein hinteres Stück mit seinem oralen Ende auf die Seite einer anderen Hydra aufgepfropft wurde, es von dem Stiel derselben resorbiert wurde. In einem Falle wanderte es über die ganze Länge des Stieles bis zur Basis herunter, wurde jedoch schließlich von dem Fußstück resorbiert.

aufgepfropfte Stück zu dem Stammstück im Anfang einnimmt, und damit das ganze spätere Schicksal der beiden Stücke davon abhängt, in welchem Umfange die beiden Wundflächen bei der Vereinigung miteinander verschmelzen.

Es ist wichtig, auf den Unterschied im Verhalten zwischen seitlichen Knospen und seitlichen Pfröpfen aufmerksam zu machen. Die Knospen trennen sich im Laufe von vier oder fünf Tagen vom Muttertier, indem sie sich an der Basis abschnüren. Bei seitlichen Pfröpfen kommt das niemals vor. Rand hat auch einige Pfropfungsexperimente mit Knospen gemacht. Er schnitt das distale orale Ende einer Knospe ab und pfropfte dieses Stück an einer anderen Stelle auf den Stiel auf. Dieses Stück trennte sich nicht vom Stiel, wie es Knospen zu tun pflegen, sondern trennte sich wie ein echter Pfropf ganz langsam von dem Muttertier ab. Das proximale Ende der Knospe, das in seiner alten Position belassen worden war, entwickelte an seinen freien Enden Tentakel, schnürte sich an seiner Basis ab und wurde so in Freiheit gesetzt. Doch war die Trennung in diesem Falle etwas verlangsamt.

Bei einem anderen Experimente wurde eine Knospe ebenfalls in zwei Teile geteilt, doch wurde der Schnitt soweit ausgedehnt, daß der Körper des Muttertieres ebenfalls halbiert worden war. Vierundzwanzig Stunden später fand man, daß jede Halbknospe sich seitlich geschlossen und an Größe bedeutend zugenommen hatte. Die Halbknospe, welche sich an dem hinteren Ende des vorderen Stückes befand, war im Begriff, sich an der Basis abzuschnüren und trennte sich kurz darauf von ihrem Muttertier. Die andere Hälfte der Knospe, welche an dem vorderen Ende des hinteren Stückes geblieben war, hatte sich so herumgebogen, daß sie mit ihrer Längsachse in die des hinteren Mutterstückes zu liegen kam. Zuerst zeigte noch eine schmale Einschnürung die Stelle, wo die beiden ineinander übergingen. Dieselbe verschwand indessen später, sodaß nur noch eine einzige Hydra vorhanden war. Ob der Unterschied im Verhalten der beiden Halbknospen damit zusammenhängt, daß die eine am unteren, die andere am oberen Pol des Mutterorganismus saß, oder ob es auf irgend einen anderen Unterschied — z. B. daß etwa die Resorptionskraft des hinteren Stückes größer ist als die der vorderen, — zurückgeführt werden muß, konnte nicht festgestellt werden.

Tubularia eignet sich nicht in gleichem Maße wie Hydra dazu, die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Pfropfung zu demonstrieren, da ja Stücke von Tubularia auch bei der gewöhnlichen Regeneration sowohl am oralen wie am aboralen Pol Hydranten bilden können, wenn auch die Hydrantenbildung an diesem langsamer vor sich geht wie an jenem. Peebles ist es nichtsdestoweniger gelungen, zu zeigen, daß Pfropfung auch auf das Verhalten eines Stückes von Tubularia nicht ohne Einfluß ist. Um zu prüfen, ob die Polarität eines kleinen Stückes

durch die Anwesenheit eines größeren geändert wird, wurde folgendes Experiment angestellt: Ein Stamm von Tubularia wurde geköpft, dann von seinem distalen Ende ein schmaler Ring abgeschnitten, umgedreht und, also mit seiner oralen Schnittfläche, auf die orale Schnittfläche des alten Stammes wieder aufgepfropft, wie das Fig. 60 *F* zeigt. Die beiden Stücke heilten, nachdem sie einige Minuten gegeneinander gehalten



Fig. 60. Nach Peebles. *A* Pfropfungsversuche an *Tubularia mesembryanthemum*. Ein kleines Stammstück aus der Basalregion wird in umgekehrter Orientierung auf das orale Ende eines hinteren Stückes aufgepfropft. *B* dasselbe mit dem distalen Tentakelkranz in dem kleineren, dem proximalen in dem größeren Komponenten (etwas modifiziert). *C* dasselbe. Bildung des neuen Hydranten. *D* wie *A*. Beide Komponenten bilden neue Hydranten. *E* dasselbe. Die beiden Hydranten in voller Entwicklung. *F* ein Stück vom oralen Ende wird abgeschnitten, umgedreht und umgekehrt auf das orale Ende des hinteren Stückes aufgepflanzt. Ein einziger Hydrant entsteht. Der distale Tentakelkranz stammt von beiden Komponenten. *G* ein kurzes Stück vom oralen Ende eines langen Stückes wird abgeschnitten und mit seinem aboralen Ende auf das gleichnamige Ende des langen Stückes aufgepfropft.

worden waren, zusammen und vereinigten sich vollständig. Bei 88 Stücken, welche auf diese Weise behandelt worden waren, sind folgende Resultate erzielt worden: 36 bildeten einen einfachen Hydranten in der Gegend der Vereinigungsstelle der beiden Stücke. Rund herum bildete sich der distale Tentakelkranz an dem kleinen umgekehrt aufgepfropften Komponenten und der proximale an dem größeren Stück (Fig. 60 *B*). Dieser neue Hydrant brach später durch das distale Perisark des kleineren Stückes hindurch (Fig. 60 *C*). Bei diesem Experiment war der kleinere Komponent kürzer als die Durchschnittslänge der Hydrantenbildungszone beträgt. In zwei Fällen, in welchen der kleinere Komponent größer als diese Zone war, erschienen beide Tentakelkränze an diesem Stück. In sechs Fällen bildeten sich nicht nur die distalen Tentakel, sondern auch die Spitzen der proximalen Tentakel aus dem Material des kleineren Stückes, sodaß diese Tentakel einen doppelten Ursprung hatten (Fig. 60 *F*). In fünf Fällen bildeten sowohl das kleinere als auch das größere Stück einen neuen Hydranten, die mit ihren oralen Enden verschmolzen waren (Fig. 60, *D E*). Die restlichen vier Fälle ergaben ein etwas anderes Resultat. In drei von ihnen bildete das kleinere Stück nur einen Teil eines Hydranten, welcher auf dem, durch den größeren Komponenten gebildeten Hydranten saß. In den 36 Fällen, in welchen der kleinere Komponent an der Bildung des Singularhydranten beteiligt war, war der Einfluß des größeren Komponenten ein doppelter. Einmal hatte er durch seine Anwesenheit bewirkt, daß die Polarität des kleineren Komponenten umgedreht wurde, was man zum Teil ja darauf zurückführen könnte, daß das orale Ende des kleineren Stückes geschlossen war, dann aber hatte es auch die Wirkung, daß die Schnelligkeit der Entwicklung beschleunigt wurde, da der Hydrant unter diesen Umständen weit früher erschien, als es aborale Hydranten sonst zu tun pflegen, und sich in derselben Zeit bildete, die bei oralen Hydranten die Regel zu sein pflegt.

Bei einer anderen Reihe von Experimenten wurde ein kurzes Stück vom basalen Ende eines langen Stückes (3—4 cm) abgeschnitten, nach vorn gebracht und in umgekehrter Lage auf das vordere Ende dieses Stückes aufgepfropft (Fig. 60, *A*). Unter fünf Versuchen dieser Art kam es nur in einem Falle zur Bildung je eines Hydranten an jedem der beiden Komponenten, die beide richtig orientiert waren. Ein anderes so behandeltes Stück bildete einen unvollständigen Hydranten an jedem der beiden Komponenten (und zur selben Zeit einen weiteren am aboralen Ende des langen Stückes). Die anderen beiden Stücke bildeten einen einzigen Hydranten, der zum teil aus Material des kleineren Komponenten bestand und früher erschien, als ein ebenfalls neugebildeter aboraler Hydrant am aboralen Ende des langen Stückes. Diese letzteren Befunde zeigen, daß das kleinere Stück, das vom Basalende stammte, von dem größeren Stück derartig beeinflußt worden war,

daß es sich nunmehr schneller entwickelte, als es ihm an seinem basalen Ende möglich gewesen wäre.

In einer dritten Reihe von Experimenten wurde ein kurzes Stück (etwa $^1/_2$ mm) vom Vorderende eines langen Stückes (etwa 1,5—2 cm) abgeschnitten und in umgekehrter Orientierung auf das Hinterende desselben Stückes aufgepfropft (Fig. 60, *G*). In vier Fällen bildete sich nur am oralen Ende des langen Stückes ein neuer Hydrant, während an seinem aboralen Ende bzw. an dem kurzen aufgepfropften Stück keinerlei Neubildung auftrat. In acht anderen Fällen wurde indessen auch an der Stelle, wo die Pfropfung stattgefunden hatte, ein neuer Hydrant gebildet, der sich aus Material von jedem der beiden Komponenten aufbaute. Später bildete sich noch ein zweiter Hydrant am oralen Ende des längeren Stückes. Diese letzteren Befunde sind nicht sehr eindeutig, zeigen jedoch, daß durch den Einfluß des kurzen, von der oralen Seite stammenden Stückes die Entwicklung des aboralen Hydranten beschleunigt worden ist.

Peebles hat ferner einige Experimente dieser Art an Stücken von Hydractinien und Podocoryne ausgeführt. Die Kolonien der ersteren Spezies bestehen aus drei verschiedenen Arten von Individuen, Freßpolypen, Geschlechtstieren und Wehrpolypen. Eine Reihe vorbereitender Experimente hatte gelehrt, daß, wenn diese Individuen in Stücke zerschnitten werden, jedes Stück immer dieselbe Art von Individuen regenerierte, von dem es ursprünglich einen Teil gebildet hatte. Weiter hatte Peebles gesehen, daß Freßpolypen, die man ruhig auf dem Boden einer Schüssel liegen läßt, sich verzweigende Stolonen aussandten, welche sich am Boden der Schüssel festhafteten und so eine Reihe neuer Freßpolypen rechtwinklig zu den alten Stolonen bildeten. Wenn man Stücke von Individuen derselben Art aufeinander pfropft, so ergeben sich im wesentlichen dieselben Befunde wie bei Tubularien. Interessanter liegt die Sache, wenn man Stücke verschiedener Art aufeinander pfropft, da man auf diese Weise Gelegenheit hat, zu untersuchen, ob die verschiedenen Arten sich in ihrem Verhalten bei der Regeneration gegenseitig beeinflussen. Peebles brachte einen Freßpolypen und einen Wehrpolypen mit ihren aboralen Schnittflächen miteinander zur Vereinigung (Fig. 57, *F*). Nachdem dieselben zusammengewachsen waren, wurde einer der Polypen nahe der Vereinigungsstelle abgeschnitten, sodaß ein kurzes Stück eines Freßpolypen an einem ganzen Wehrpolypen hing. Wenn das Stück des Freßpolypen regenerierte, so entstand ein neuer Freßpolyp. Der Wehrpolyp war also nicht imstande, irgend welchen Einfluß auf die Regeneration des Freßpolypen auszuüben. Vereinigt man in derselben Art einen Freßpolypen mit einem Geschlechtstier und schneidet dann letzteres nahe der Vereinigungsstelle ab, so entwickelt sich aus dem zurückgebliebenen Stumpf ein neues Geschlechtstier. Abermals ist also nicht der geringste

Einfluß der einen Art auf die Regeneration der anderen zu konstatieren gewesen.

Hargitt hat eine Reihe von Pfropfungsexperimenten bei einer anderen Art von Hydroidpolypen ausgeführt. Seine interessantesten Versuche sind die, wo er Stücke von zwei Medusen zur Vereinigung gebracht hat, indem er sie mittels Borsten, welche durch die beiden Individuen hindurchgesteckt worden waren, an ihren Schnittflächen zusammenheftete. Hargitt hat ferner noch gefunden, daß es bei einer Reihe von Hydroidpolypen zwar möglich ist, orale mit oralen, aborale mit aboralen, oder selbst auch orale mit aboralen Schnittenden derselben Spezies[1]) zu vereinigen, daß dagegen eine dauernde Vereinigung zwischen Stücken verschiedener Spezies nicht zuwege gebracht werden kann. Diese Befunde befinden sich in vollkommener Übereinstimmung mit denen einer Anzahl anderer Autoren, die ebenfalls die Schwierigkeit oder vielmehr Unmöglichkeit konstatiert haben, Stücke von verschiedenen Spezies von Hydroidpolypen miteinander zu vereinigen. Nur hin und wieder ist es gelungen, ein Stück einer braunen Hydra mit Stücken einer grünen für eine Zeitlang zur Vereinigung zu bringen — ich habe selbst derartige Beobachtungen gemacht — aber nach und nach trennten sich die Stücke doch immer wieder voneinander. Die besten Resultate hat Wetzel mit Stücken von zwei Spezies der braunen *Hydra fusca* und *Hydra grisea* erzielt. In einem Falle, wo der Kopf von *Hydra grisea* auf den Stamm von *Hydra fusca* (deren Kopf natürlich vorher abgeschnitten war) aufgepfropft wurde, schienen nach fünf Stunden die Stücke zusammengeheilt zu sein. Einige Zeit später bildete sich jedoch an der Vereinigungsstelle eine Einschnürung, das Kopfstück bildete dort einen neuen Fuß und das hintere Stück an seinem vorderen Ende einen Kreis von Tentakeln. Acht Tage später, als das Tier getötet wurde, zerfiel es in zwei Stücke. Während der Zeit, wo die beiden Stücke zusammenhingen, konnte irgend welche Beeinflussung des einen Stückes auf das andere nicht beobachtet werden. Wetzels Befunde lehren wohl also, daß Stücke von diesen zwei Spezies von Hydra sich zwar zuerst miteinander vereinigen lassen und zwar genau so gut wie Stücke derselben Art, daß diese Vereinigung aber niemals eine dauernde werden kann, sondern daß nach kurzer Zeit eine Einschnürung an der Vereinigungsstelle auftritt und die Stücke sich dann dort von einander trennen. Diese Befunde sind meiner Meinung nach ein Beweis dafür, daß diejenigen Faktoren, welche die erste Vereinigung zustande bringen, anderer Art sind als die, welche die aneinandergeheilten Stücke zu einem organischen Ganzen umzuschaffen vermögen. Andere Befunde lehren, daß auch die Vereinigung von oralen mit

---

[1]) Auch Stücke von männlichen und weiblichen Kolonien derselben Spezien können zur Vereinigung gebracht werden.

oralen oder aboralen mit aboralen Enden zuerst zwar genau so vollkommen sein kann, wie die unhomologer Schnittflächen, daß aber in letzteren Fällen viel weniger eigentliches Regenerationsgeschehen an der Vereinigungsstelle auftritt, dem dann gewöhnlich die Trennung der Stücke voneinander unmittelbar folgt. Weiterhin scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß eine dauernde Vereinigung leichter zu erzielen ist, wenn homologe Stücke, also solche, die in sich entsprechenden Höhen entnommen sind, mit ihren ungleichen Schnittflächen vereinigt werden, als wenn die Vereinigung von Stücken versucht wird, die in ganz verschiedenen, sich nicht entsprechenden Höhen abgeschnitten worden sind. Wenn z. B. die vordere Hälfte einer Hydra mit der hinteren einer anderen vereinigt wird, so ist die Vereinigung im allgemeinen eine dauernde. Aber wenn eins oder beide der Stücke länger sind als die Hälfte der Totallänge eines Normalindividuums, sodaß ein zu langes Tier herauskommt, so werden sehr oft an dem oralen Ende des unteren Komponenten neue Tentakel gebildet, worauf sich dann nach und nach die Tiere voneinander trennen. Vielleicht ist augenblicklich das Tatsachenmaterial noch nicht reich genug, um allgemeine Regeln aufzustellen, und zweifellos muß man auch noch andere Faktoren in Betracht ziehen, die am Zustandekommen dieses Resultates möglicherweise beteiligt sind. Es scheint mir indessen doch wichtig, die Aufmerksamkeit auf diese Seite der Frage zu lenken.

Bei Planarien sind Pfropfungsversuche zuerst von mir ausgeführt worden, und zwar in zwei Fällen. In einem von diesen beiden Fällen wurden die vorderen Enden von zwei kürzeren Stücken vom *Bipalium kewense* vereinigt (Fig. 61, *A*). Keines der beiden Stücke bildete an der Vereinigungsstelle einen neuen Kopf. Später wurden die Stücke durch einen Schrägschnitt, der quer durch die Vereinigungsstelle ging, wieder voneinander getrennt (Fig. 61, *C*). Auf diese Art und Weise erhielt jedes Stück an seinem vorderen Ende an der einen Seite etwas von dem Material des anderen Tieres und zwar in umgekehrter Orientierung. Es entwickelte sich dann an den vorderen Enden jedes dieser Stücke ein neuer Kopf und zwar so, daß wenigstens ein Teil des kleinen, umgekehrt orientierten Stückes in dem neuen Kopf enthalten war (Fig. 61, *D*). In dem anderen Falle wurden zwei Stücke von Bipalium mit ihren hinteren Schnittflächen miteinander vereinigt; jedes Stück bildete einen neuen Kopf an seinem freien Ende. Dann wuchsen die Stücke in die Länge, blieben aber miteinander vereinigt (Fig. 62).

In letzter Zeit ist es dann auch Lillian V. Morgan gelungen, Bruchstücke von Planarien miteinander zu verbinden. Sie bediente sich dazu folgender Methode. Die beiden Stücke wurden in feuchtes, ganz weiches Filtrierpapier gewickelt und so miteinander in Berührung gebracht. Zu beiden Seiten wurden sie durch Glasstückchen gestützt, damit sie nicht wieder auseinanderfielen. Wird ein kürzeres Stück in

umgekehrter Richtung auf ein längeres aufgepfropft, so entwickelt sich an der freien hinteren Schnittfläche desselben in der Regel ein Kopf statt eines Schwanzes. Es hat also wohl die Polarität des längeren Stückes die des kürzeren umzudrehen vermocht. Das Resultat ähnelt sehr dem bei Hydra.

Eine große Reihe von Versuchen ist von Joest am Regenwurm ausgeführt worden. Joest legte durch den Körper jedes der Stücke zwei oder drei Nadeln, vermittels welcher die Schnittflächen gegeneinander zusammengezogen und fest in ihrer Lage gehalten wurden. Er fand, daß sowohl Stücke desselben als auch von verschiedenen Individuen in der verschiedensten Weise miteinander zur Vereinigung gebracht werden und in dauernder Verbindung erhalten werden können. Pfropft man das vordere Ende eines Wurmes auf das hintere Ende desselben oder eines anderen Wurmes auf, so entsteht eine vollständige Vereinigung ohne darauffolgende Regeneration

Fig. 61.

A B C D

Fig. 62.

Fig. 61. *A* zwei Stücke von *Bipalium kewense* mit ihren vorderen Schnittflächen vereinigt. *B*, *C* spätere Entwicklungsstadien. Die Linie in *C* zeigt, wie die Stücke nunmehr wieder voneinander getrennt wurden. *D* die beiden aus den Teilstücken neu entstandenen Würmer. Alles in gleichem Maßstab gezeichnet.

Fig. 62. Zwei Stücke von *Bipalium kewense* mit ihren hinteren Schnittflächen vereinigt. Jedes regeneriert am Vorderende einen neuen Kopf.

(Fig. 63, *A*). Man kann auch ganz lange Würmer anfertigen, indem man zwei Stücke, die jedes mehr als die Hälfte einer Wurmlänge betragen, oder selbst drei miteinander verheilt, wie das Fig. 63, *C* zeigt.

Ebenso kann man ganz kurze Würmer bilden, indem man ein Mittelstück eines Wurmes herausschneidet und vorne und hinten je ein kurzes vorderes bzw. hinteres Stück aufpfropft (Fig. 64, *D*). Joest fand, daß, wenn man einen kurzen Wurm dieser Art so bildet, daß er keine Geschlechtsorgane besitzt, der neuentstandene Wurm dieselben nicht regenerieren kann. Man hätte ja daran denken können, daß neue Geschlechtsorgane entweder in einem der alten Segmente oder in dem neuen Material zwischen denselben in der Vereinigungszone gebildet

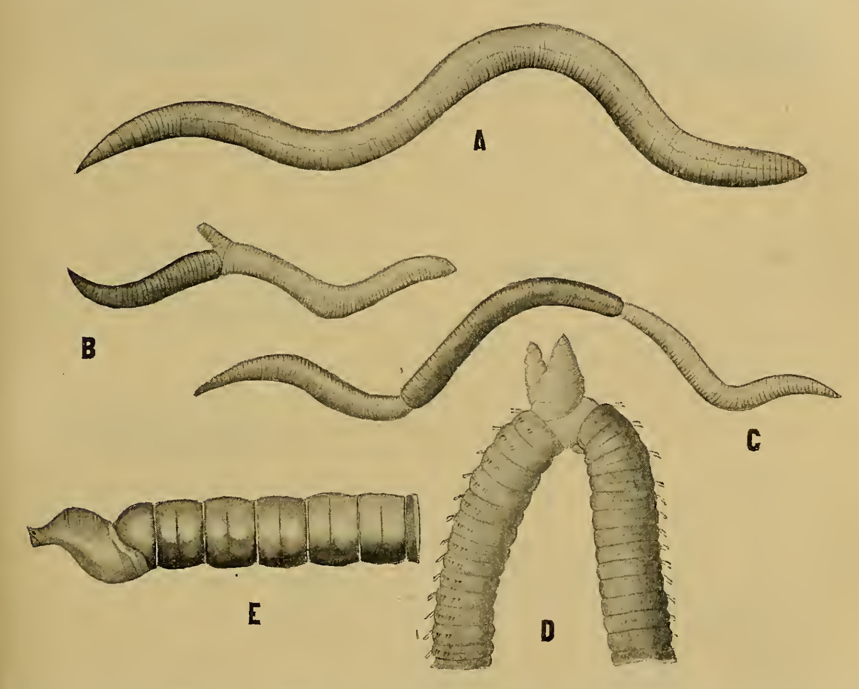


Fig. 63. Nach Joest. *A* Vereinigung von zwei Stücken von *Allolobophora terrestris* in normaler Orientierung. 22 Monate nach der Operation. *B* Vereinigung von zwei Stücken von *Lumbricus rubellus*. Die Sagittalebenen der beiden Stücke stehen in einem Winkel von 180° zu einander. *C* Vereinigung von drei Stücken von *A. terrestris* zu einem »langen Wurm«. *D* Vereinigung von zwei Würmern mit ihren vorderen Schnittflächen nach Amputation von je acht Kopfsegmenten. Nach 3 Monaten sind zwei neue Köpfe regeneriert. *E* ein kleines Stück von *Lumbricus rubellus* auf *A. terrestris* aufgepflanzt. Bei ersterem Regeneration am Vorderende.

werden würden, doch ist nichts dergleichen zur Beobachtung gelangt. Dafür sind bei den längeren Würmern zwei verschiedene Geschlechtsgegenden usw. vorhanden; indessen ist diese Art der Vereinigung nicht immer dauerhaft und oft fallen die Würmer wieder auseinander.

Joest vereinigte auch zwei hintere Enden mittels ihrer vorderen Schnittflächen miteinander. In sehr vielen Fällen trat dann keinerlei

Regenerationsgeschehen auf. Eine solche Kombination ist natürlich mangels eines Kopfes dem Tode verfallen, wenn sie auch einige Monate ganz ohne Nahrung am Leben bleiben kann. Wenn zwei sehr lange Stücke mit ihren vorderen Schnittenden vereinigt werden — es wurden von jedem Wurm nur acht vordere Segmente abgeschnitten — so findet zuerst meistens eine anscheinend vollständige Vereinigung statt, später aber bilden sich im allgemeinen ein oder zwei neue Köpfe an der Vereinigungsstelle (Fig. 63, *D*). Wenn nur ein Kopf sich entwickelt, so kann man nicht entscheiden, zu welchem der beiden Komponenten er gehört; er bildet sich in diesem Falle einfach aus dem neuen Gewebe, das zwischen den zwei Stücken entstanden ist. Diese Experimente, bei welchen Vorderschnittflächen von zwei hinteren Stücken miteinander vereinigt wurden, lehren also, daß die Chancen für die Bildung eines neuen Kopfes an diesen beiden Stücken um so größer sind, je weiter vorn ihre Vereinigungsstelle liegt und daß hinter einer gewissen Entfernung von dem alten Kopf eine Regeneration desselben überhaupt unmöglich ist. Dies entspricht vollkommen den Befunden, die wir gelegentlich des Studiums der Entwicklung von neuen Köpfen an isolierten Stücken erhoben haben. Auch hier wird die Tendenz, einen neuen Kopf zu bilden, um so geringer, je weiter der Schnitt vom vorderen Ende entfernt liegt. Führt man den Schnitt durch eine Zone, die sehr weit nach hinten liegt, so bildet sich, wie es schon erwähnt worden ist, an der vorderen Schnittfläche ein Schwanz und kein neuer Kopf. Diese Bildung eines heteromorphischen Schwanzes scheint unterdrückt zu werden, wenn Stücke aus dieser Gegend miteinander verpfropft werden. Nur in einem Falle scheint es mir aus Joests Bericht hervorzugehen, daß es sich hier wahrscheinlich um die Bildung eines Schwanzes handelt, wenn Joest ihn auch als Kopf anspricht.[1])

Zwei vordere Enden mit ihren hinteren Schnittflächen zu vereinigen ist schwer, nicht etwa weil diese Schnittflächen an und für sich nicht miteinander verheilen können, sondern weil die beiden Stücke gern voneinander kriechen; in einem Falle ist es indessen gelungen, eine dauernde Vereinigung dieser Art zustande zu bringen.

Bei all den Kombinationen, die wir jetzt beschrieben haben, wurden die dorsalen und ventralen Flächen der beiden Komponenten gleich gewendet, so daß der ventrale Nervenstrang des einen Stückes mit dem des anderen in Berührung kam und verschmelzen konnte. Manchmal kommt es vor, daß die Komponenten sich nicht in ganz analoger Lage befinden, eben so, daß der eine Nervenstrang nicht direkt den anderen berührt. Joest glaubte, daß es in solchen Fällen leichter zur Auslösung von echtem Regenerationsgeschehen kommen würde, und hat aus diesem Grunde eine Reihe von Experimenten ausgeführt, bei welchen die Stücke

[1]) Siehe Joest, Fig. 14.

mit Absicht so vereinigt wurden, daß die analogen Organe sich nicht berührten. Er hat indessen gefunden, daß, wenn man die Stücke so dreht, daß die Ebenen, in denen die beiden Nervensysteme liegen, um 90 oder selbst 180° voneinander differieren, die schließliche Verheilung genau so leicht erfolgt, als wenn sie in der gleichen Ebene gelegen hätten, nur daß dann eben die Enden der Nervenstränge sich nicht vereinigen.

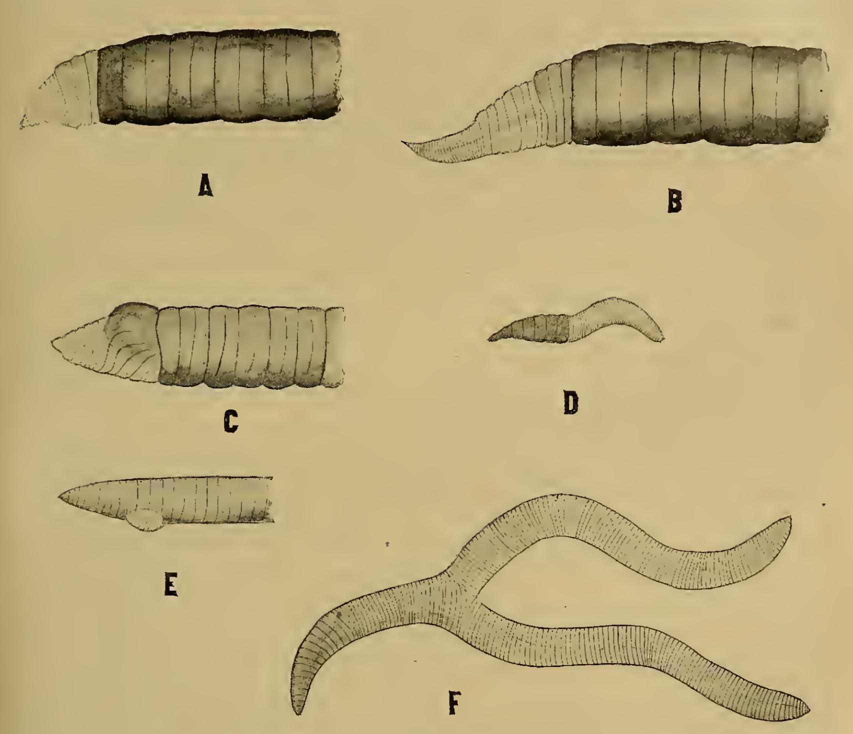


Fig. 64. Nach Joest. *A* kleines hinteres Stück von *Allolobophora terrestris* wird an ein Vorderende eines anderen Tieres aufgepfropft. 4 Wochen später haben sich acht neue Segmente gebildet. *B* weitere 14 Tage später. Es haben sich an die zuerst gebildeten acht, 37 weitere Segmente angegliedert. *C* ein Stück aus der Leibeswand von *A. terrestris* auf eine vordere Schnittfläche von *Lumbricus rubellus* transplantiert. 2 Monate später hat der größere Komponent einen neuen Kopf gebildet. *D* Vorder- und Hinterende von *A. terrestris* zu einem »kurzen Wurm« vereinigt. *E* ein Stück der Leibeswand von *A. cyanea* tangential auf *Lumbricus rubellus* transplantiert. *F* ein Stück von *L. rubellus* in eine tangentiale Schnittfläche eines anderen Tieres implantiert, woraus ein zweischwänziger Wurm regeneriert.

Später tritt in diesen Fällen allerdings meistens eine Regeneration des einen oder beider Komponenten in der Gegend der Vereinigung auf.

Weit schwieriger ist es, Stücke von verschiedenen Spezies von Würmern miteinander zu vereinigen. Indessen ist es Joest doch gelungen, Kombinationen dieser Art zu erzielen. Eine Vereinigung

zwischen dem vorderen Ende von *Lumbriculus rubellus* und dem hinteren Ende von *Allolobophora terrestris* erhielt sich dauernd; das neue Tier funktionierte wie ein einfaches Individuum und blieb 8 Monate lang am Leben. Jedes Stück behielt seinen spezifischen Charakter und wurde offenbar von dem anderen Komponenten in keiner Weise beeinflußt. Hier haben wir ein Mittel an der Hand, um zu prüfen, inwieweit der eine Komponent die Regeneration, welche von dem anderen ausgeht, zu beeinflussen imstande ist. Wenn Joest auch nur wenige dieser interessanten Beobachtungen gemacht hat, so genügen seine Befunde doch, um zu beweisen, daß ein derartiger Einfluß nicht stattfindet.

Mittels Pfropfung ist es ferner möglich, kleine Stücke eines Wurmes, die sonst zugrunde gegangen wären, am Leben zu erhalten. Z. B. sind Stücke eines Wurmes, die nur drei Segmente besitzen, allein nicht lebensfähig oder doch nur für kurze Zeit, und selbst noch Stücke von vier bis acht Segmenten sterben in den meisten Fällen. So kleine Stücke direkt auf größere Stücke aufzuheilen, ist ohne weiteres nicht möglich, da sie gewöhnlich infolge der Operation sterben. Man behilft sich so, daß man zuerst etwas größere Stücke verpfropft und dann, nachdem der Verheilungsprozeß fertig ist, eins von ihnen nahe der Vereinigungsstelle wieder abschneidet. Derselbe Erfolg wird oft zufällig dadurch erzielt, daß die Würmer selbst sich ein Stück des einen Komponenten abbrechen, so daß nur ein kurzes Stück an dem anderen zurückbleibt. Joest hat gefunden, daß in einigen Fällen diese kleinen an dem anderen Stück zurückgebliebenen Stückchen regenerieren können. In einem Falle hatten sich zwei lange, zusammengeheilte Stücke wieder voneinander getrennt, doch so, daß an einem ein kleines Stück des anderen zurückgeblieben war. Dieses regenerierte dann an seinem freien Ende ein neues Segment mit einem Mund. In einem anderen Falle war der eine der beiden Komponenten bis auf zwei Segmente, die an dem anderen zurückgeblieben waren, abgeschnitten worden; darauf regenerierten von diesen zwei Segmenten aus sieben neue.[1]) Ganz besonders interessant sind die Fälle, in denen zwei fast ganze Individuen (*A. terrestris*) zu einem einzigen langen Wurm vereinigt worden waren. Der vordere Komponent erstreckte sich bis 2 cm vor die Analöffnung, bei den hinteren Komponenten waren nur die ersten vier Segmente abgeschnitten worden. Drei Tage später wurde der vordere Komponent abgeschnitten und zwar so, daß drei Segmente vor der Vereinigungsstelle zurückblieben. Etwa einen Monat später war vom Schnittende aus ein kurzes etwa aus acht Segmenten bestehendes Stück regeneriert (Fig. 64, *A*). Weitere 14 Tage später hatte sich dieses Stück um weitere 37 Segmente verlängert (Fig. 64, *B*). Joest sieht die Re-

[1]) Es geht aus der Darstellung nicht hervor, ob es sich um ein Kopf- oder ein Schwanzstück handelt.

generation der ersten acht Segmente als Bildung eines neuen Kopfes an, das zweite Regenerat dagegen als ein einfaches regeneratives Wachstum. Meiner Meinung nach kann gar kein Zweifel darüber bestehen, daß es sich hier um einen heteromorphen Schwanz handelt. Die Gegend, an welcher die Regeneration stattfand, läßt diese Deutung schon an und für sich als äußerst wahrscheinlich erscheinen, und Joests eigene Figuren sprechen ja auch dafür, daß es sich bei den fraglichen Gebilden in der Tat um Schwänze handelt. Wenn diese meine Deutung richtig ist, so ist der Befund insofern von höchster Wichtigkeit, als er zeigt, daß der größere Komponent nicht imstande ist, den Charakter des Regenerats zu beeinflussen, obschon die regenerierenden Schnittflächen nur um drei Schwanzsegmente vom vorderen Ende des größeren Komponenten entfernt liegen.

In einem anderen Falle wurde ein derartig langes Tier durch Vereinigung von *Lumbricus rubellus* (dessen hinteres Drittel abgeschnitten wurde) und *Allolobophora terrestris*, von dem vorn sechs Segmente entfernt worden waren, erzeugt. 4 Tage später hatten sich die beiden Komponenten wieder getrennt, doch war ein kleines Stück des vorderen Wurmes am Vorderende des hinteren Komponenten zurückgeblieben. Dieses kleine Stück bestand aus der dorsalen Partie von $2\frac{1}{2}$ Segmenten ohne die ventralen Partien, so daß das vordere Ende des hinteren Komponenten zum Teil frei blieb. Das kleine Stück von Lumbricus war in der Farbe viel heller als der andere Komponent, so daß die beiden hierdurch leicht unterschieden werden konnten. In weniger als einem Monat hatte das kleine aufgepfropfte Stück seine fehlende ventrale Hälfte regeneriert, so daß jetzt das gesamte Vorderende des größeren Komponenten bedeckt war. Aber das kleine Stück hatte nicht nur seine ventralen Partien regeneriert, sondern auch begonnen, neue Segmente zu bilden. So waren nach $1\frac{1}{2}$ Monaten sechs neue Segmente mit einem Mund am Vorderende vorhanden (Fig. 63, *E*).[1] Noch nach 10 Monaten war die Farbe des kleinen Stückes sichtlich heller wie die des größeren Komponenten; der neue Kopf hat die typische rotbraune Farbe von *L. rubellus* und kontrastiert stark mit der graublauen von *A. terrestris*.[2] Die Befunde lehren, daß die Farbe des Regenerates durch die des hinteren Komponenten nicht hatte beeinflußt werden können. Das ist für sich allein schon von außerordentlicher Wichtigkeit. Das kleine Stück, welches nach Abreißen des Wurmes zurückgeblieben war, war ja viel zu klein gewesen, als daß es unabhängig für sich allein längere Zeit hätte am Leben bleiben

[1] Joest schätzt aus der Anwesenheit von Nahrung im Verdauungstraktus, daß das Regenerat einen Mund besitzen müsse.

[2] Das Prostomium war mißbildet, so daß sein spezifischer Charakter nicht bestimmt werden konnte.

können und hatte noch dazu, wenigstens zuerst, alle seine Nahrung von dem größeren Komponenten her beziehen müssen.

Bei anderen Experimenten wurden Stücke seitlich aus dem Körper eines Wurmes der einen Spezies herausgeschnitten und auf eine Querschnittfläche am vorderen Ende (oder auch anderswohin) eines Wurmes einer anderen Spezies verpflanzt. In einem von diesen Versuchen wurde z. B. ein Stück aus der Seite von *A. terrestris*, das etwa fünf bis sechs Segmente lang war, herausgeschnitten und auf eine vordere Querschnittfläche von *L. rubellus* (von dem die ersten vorderen fünf Segmente entfernt worden waren) aufgeheilt. Im Verlaufe von etwa einem Monate bildete sich an der ventralen Seite zwischen den beiden Stücken neues Gewebe und ein wenig später war ein neuer Kopf entstanden, dessen dorsale Seite aus dem Material des kleineren Stückes gebildet worden war. Das aufgepfropfte Stück war dunkel, während das Regenerat in der Farbe heller war und direkt in die rotbraune Farbe von *L. rubellus* überging, von welchem aus es sich gebildet hatte. Es ist dabei sehr interessant, daß die vier dorsalen Segmenthälften des aufgepfropften Stückes durch vier ventrale des Regenerats vervollständigt wurden. Nach 3 Monaten hatte das Regenerat vollkommen die rotbraune Farbe von *L. rubellus* aufgenommen, während sich die Farbe des aufgepfropften Stückes in keiner Weise verändert hatte. Wir sehen in diesem Falle, daß sogar die Gegenwart eines Stückes eines anderen Wurmes in der regenerierenden Zone selbst auf den Charakter des Regenerats keinerlei Einfluß hat, wenigstens sofern es sich um die Farbe handelt, und dies gilt selbst für diejenigen Segmente, welche zur Ergänzung der Segmente des aufgepfropften Stückes gebildet werden. Das neue Gewebe scheint gänzlich aus dem größeren Komponenten entstanden zu sein und darum die charakteristische Farbe des Muttergewebes behalten zu haben.

Wir haben vorher gezeigt, daß, wenn zwei hintere Stücke mit ihren vorderen Enden vereinigt werden, die Kombination früher oder später zugrunde gehen muß, da keine Möglichkeit für sie besteht, Nahrung aufzunehmen. Was geschieht nun, wenn einer der beiden Komponenten nahe der Vereinigsstelle abgeschnitten wird? Entwickelt sich dann ein Kopf an der freien aboralen Schnittfläche, weil ein Kopf für die Existenz des Wurmes notwendig ist, und übt vielleicht, was sehr wohl möglich wäre, der größere Komponent einen bestimmten Einfluß auf den kleineren in dieser Richtung aus, wie wir das ja bei Hydra und Tubularia gesehen haben? Sowohl Joest als ich haben ein Experiment zur Entscheidung über diese Frage ausgeführt, haben aber übereinstimmend gefunden, daß dann kein Kopf, sondern ein Schwanz regeneriert wird (siehe Fig. 14, *F*). Indessen ist diese Versuchsanordnung nicht geeignet, die Frage zu beantworten, da ja in der Höhe, in welcher der zweite Schnitt geführt worden ist, immer nur ein Schwanz

und niemals ein Kopf regeneriert werden kann, selbst wenn das orale Ende des Stückes frei liegt. Um diese Schwierigkeit zu umgehen, modifizierte ich das Experiment folgendermaßen. Ich schnitt bei zwei Würmern die ersten fünf oder sechs Segmente ab und heilte die freien Enden zusammen, wie das in Fig. 14, *D* zu sehen ist. Dann wird der eine der beiden Komponenten wieder abgeschnitten und zwar so, daß drei oder vier Segmente am vordersten Ende des anderen Komponenten zurückblieben. In einem meiner Fälle begann nun zwar Regeneration aufzutreten, doch schritt sie nicht soweit vor, daß ich den morphologischen Charakter des Regenerates hätte bestimmen können. Dagegen ist es Hazen, welche das Experiment wiederholte, in einem Falle gelungen, ein ganz klares und einwandfreies Resultat zu erzielen. Am freien aboralen Ende des kurzen Stückes hatte sich in diesem Falle in der Tat ein Kopf und kein Schwanz gebildet (Fig. 14, *E*). Auf den ersten Blick möchte es nun scheinen, als ob damit der Beweis für eine Beeinflussung des kleineren Komponenten von Seiten des größeren erbracht wäre, doch scheint mir diese Schlußfolgerung irrig zu sein. Ich halte es für viel wahrscheinlicher, daß es sich hier um einen einfachen Fall von Heteromorphose handelt, wie wir ihn ähnlich bei *Planaria lugubris* kennen, mit anderen Worten, ich glaube, daß das Resultat gänzlich durch die eignen inneren Bedingungen des kleineren Komponenten zustande kommt. Es ist ja natürlich sehr schwer zu beweisen, daß diese Deutung richtig ist, da ein kurzes Stück von dieser Größe, wenn es isoliert aufgezogen wird, abstirbt, bevor es regenerieren kann. Indessen scheint es mir doch, daß es sich hier um einen Parallelfall zu der Regeneration eines heteromorphischen Schwanzes an der vorderen Schnittfläche eines kurzen hinteren Stückes handelt.

An Pflanzen sind ja schon seit langer Zeit Pfropfungen vorgenommen worden, indessen wurden diese Versuche doch alle zu mehr oder weniger praktischen Zwecken unternommen und nicht dazu, um die theoretische Seite des Problems zu studieren. Zu diesem Zweck hat Vöchting wohl als erster eine Reihe planmäßiger, wohlüberlegter Experimente ausgeführt. Er findet, daß ein Stamm auf eine Wurzel, eine Wurzel auf einen Stamm und ein Blatt auf eine Wurzel oder auf einen Stamm verpflanzt werden kann; ja selbst eine ganze Pflanze kann auf eine andere aufgepfropft werden. Die Befunde lehren, daß im allgemeinen ein aufgepfropftes Stück, in welcher Lage es sich nach der Operation auch immer befinden mag, seinen morphologischen Charakter behält. Ein Stengel bleibt immer ein Stengel, eine Wurzel immer eine Wurzel und ein Blatt immer ein Blatt. Vöchting kommt auf Grund seiner Experimente zu dem Schlusse, daß in der Organisation der Pflanzen keine fundamentalen Gesetze vorliegen, welche eine unabänderliche Lage der Hauptorgane zueinander bedingen: »Unsere

Untersuchungen über Transplantation haben uns nun gelehrt, daß die Möglichkeit der letzteren eine sehr weitgehende ist; daß man jedes Glied am Pflanzenkörper und jedes Teilstück derselben an jeden beliebigen anderen Ort, gleichviel ob am gleichnamigen oder am ungleichnamigen Gliede, verpflanzen kann; und daß es ferner prinzipiell gleichgültig ist, ob die transplantierten Stücke Knospen und kambiales Gewebe oder keines von beiden besitzen.

Fundamentale Bedingungen aber für das Gelingen jeder Transplantation ist, daß die zu verbindenden Teile gleichsinnig »polarisiert« sind. Trifft diese Bedingung nicht zu, dann findet entweder keine Verwachsung statt, oder es entstehen, wenn die letztere erfolgt, krankhafte Geschwülste, welche mehr oder minder große Störungen im Organismus und selbst den Tod im Gefolge haben«.

Vöchting transplantierte ferner Stücke in anormaler Orientierung, indem er einmal die langen und ein andermal die radialen Achsen der betreffenden Stücke umkehrte und manchmal sogar beide zugleich. In einigen Fällen führte das zur Bildung von Geschwülsten, welche zwar die Ernährung behinderten, indessen auf die Dauer keinerlei weiteren Schaden verursachten. In anderen Fällen jedoch gingen die dadurch gesetzten Veränderungen so weit, daß die Lebensfähigkeit der betreffenden Stücke aufgehoben wurde. Manchmal kam es auch nur zu einer unvollständigen Vereinigung zwischen den beiden Stücken. In anderen Fällen fand zuerst zwar eine vollständige Vereinigung statt, doch starben die Stücke früher oder später ab.

Wenn dagegen gleichnamige Stücke in ihrer natürlichen Orientierung miteinander vereinigt werden, findet eine vollständige Verheilung statt, so daß das aufgepfropfte Stück zu einem Teil der Stammpflanze wurde. Aus diesen Befunden schließt Vöchting, daß nicht nur jedes bilateral symmetrische Organ und jeder Teil eines solchen Organes eine bestimmte Polarorientierung in einer Richtung besitzen, sondern auch die radiär gebauten Organe in »radialer« Richtung polarisiert sind, mit anderen Worten, zwischen den medialen und den lateralen Partien einer runden Querschnittfläche besteht ein essentieller Unterschied, wenn derselbe auch nicht direkt augenfällig ist. Die Struktureigentümlichkeiten eines Gewebekomplexes beruhen also nach dieser Analyse auf denen der einzelnen Zellen, so daß die Struktur des ganzen nur die Totalität der Eigenheiten seiner Elemente darstellt. Oder anders ausgedrückt, jede einzelne lebende Zelle z. B. einer Wurzel besitzt nicht nur ein verschiedenes Oben und Unten, sondern auch ein verschiedenes Vorn und Hinten und damit eine rechte und linke Hälfte.

Aus diesen Befunden, bei der Transplantation leitet Vöchting folgende Regel ab: »Gleichnamige Pole stoßen sich ab, ungleichnamige ziehen sich an«. Also dieselbe Regel wie beim Magnet-

gesetz. Überhaupt sollen nach Vöchting die Analogien von Wurzel und Stamm mit einem Magneten trotz mannigfacher Verschiedenheiten sehr auffallende sein. Teile von Magneten kann man zur Vereinigung bringen, indem man ungleiche Pole miteinander verbindet, nicht aber durch die Verbindung gleicher Pole miteinander und dasselbe gilt für Stücke von Wurzel und Stamm.

Vöchtings Schlußfolgerungen haben jedoch keine Allgemeingültigkeit, wie ich meine, speziell wenn man die jüngsten Experimente an Tieren in Betracht zieht. Ich glaube, daß es keinerlei weiteren Beweises bedarf, um die Unrichtigkeit des Satzes zu zeigen, daß die Eigenschaften des gesamten Organismus nur die Totalität der Eigenschaften seiner einzelnen Zellkomponenten sind. Die einzelnen Zellen sind doch im Organismus zu einem organischen Ganzen verbunden, und dies Ganze kann sehr wohl Eigenschaften haben, die von denen seiner Elemente durchaus verschieden sind, wie ja z. B. auch der Zucker ganz andere Eigenschaften hat, als seine einzelnen Komponenten, Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff.

Auch die Behauptung, daß gleiche Pole sich abstoßen und ungleiche sich anziehen, läßt sich meiner Meinung nach in dieser Allgemeinheit nicht aufrecht erhalten. Schon bei Pflanzen gelingt es öfter, gleiche Pole miteinander zu vereinigen, und was die Tiere anbetrifft, so gelingt das Experiment, wie wir wissen, nicht nur bei niederen Organismen, sondern selbst bei so hoch organisierten Tieren wie dem Regenwurm und der Kaulquappe. Und selbst wenn bei der Vereinigung gleicher Pole manchmal Schädigungen auftreten, die in einigen Fällen, indessen fast niemals bei Tieren, zum Tode des aufgepfropften Stückes führen, so folgt daraus noch keineswegs, daß hier irgend eine physiologische Anziehung oder Abstoßung der betreffenden Teile vorliegt. Ich glaube vielmehr, das liegt daran, daß ein verkehrt aufgepfropftes Stück größere Schwierigkeiten bei der Heranziehung der Nahrung findet und daß, wie es bei Pflanzen der Fall zu sein scheint, der Transport der Nahrungsstoffe in den extremsten Fällen überhaupt unterbunden wird.

Wir haben gesehen, daß bei den niederen Tieren bei gleichpoliger Vereinigung von Stücken, die Tendenz, neue Organe an oder in der Nähe der Vereinigungsstelle zu bilden, allerdings stärker ist als bei der ungleichpoligen Vereinigung. Doch darf man dies meiner Meinung nach nicht auf eine Abstoßung der gleichen Teile zurückführen, und ganz besonders nicht in dem Sinne, in welcher man von der Abstoßung gleicher Pole beim Magneten spricht. Man muß es vielmehr so deuten, daß die beiden sich deshalb nicht zu einem organischen Ganzen vereinigen können, weil jedes Teilstück seine ursprüngliche Struktur beibehält. Und das scheint mir doch etwas gänzlich anderes zu sein, als die Anziehung oder Abstoßung gleicher bzw. ungleicher Pole! Ich

glaube also aus allen diesen Gründen, daß die Frage, unter welchen Bedingungen verschiedene Teilstücke sich miteinander vereinigen, ganz und gar nichts mit der anderen Frage nach ihrer Organisation zu tun hat.

Bei Säugern und überhaupt bei all denjenigen Tieren, bei welchen die einzelnen Teile sich in größerer Abhängigkeit voneinander befinden, ist es nicht möglich, Transplantationen vorzunehmen, wenigstens nicht so weitgehende wie die, die wir in den vorhergehenden Zeilen beschrieben haben. Die hauptsächlichsten Schwierigkeiten die Vereinigung der Teile herbeizuführen, bestehen darin, Nahrung und Sauerstoff zu den aufgepfropften Körperteilen herbeizuführen. Hier sind ja, wie gesagt, die einzelnen Teile des Körpers in hohem Grade voneinander abhängig, da ja nicht nur die Sauerstoffzufuhr und die Ernährung hauptsächlich vom Blut besorgt wird, sondern auch die Wegschaffung der Abbauprodukte nur auf diesem Wege vor sich gehen kann. Es können daher die verpflanzten Teile nicht bis zur Schaffung neuer Verbindungen am Leben bleiben oder doch wenigstens nicht in hinreichend guter Verfassung. Aus diesem Grunde und noch aus einigen anderen ist es also unmöglich, z. B. den Arm eines Menschen auf einen anderen Menschen zu verpflanzen. Die Gewebe könnten trotzdem sehr wohl die Fähigkeit besitzen, sich auch in solchen Fällen zu vereinigen, was z. B. daraus hervorgeht, daß ein gebrochenes Bein, wenn die Bruchstücke richtig vereinigt werden, wieder zusammenheilt. Die Schwierigkeit liegt nur darin, dem aufgepfropften Arme während der langen Zeit, welche für die Vereinigung nötig ist, Nahrung usw. zuzuführen. Kleinere Stücke des Körpers können dagegen mit Erfolg transplantiert werden. Es sind Fälle bekannt, in welchen Teile eines Fingers oder der Nase von einem Individuum abgeschnitten und bei einem anderen aufgeheilt sein sollen. Sicher können Stücke der menschlichen Epidermis ohne Schwierigkeit auf eine Wundfläche transplantiert werden. Kleine Stücke heilen viel leichter auf als größere, wahrscheinlich weil kleinere Stücke mit größerer Leichtigkeit Sauerstoff usw. resorbieren können und aus diesem Grunde am Leben bleiben, bis neue Blutgefäße in die aufgepfropften Partien hineingesproßt sind.

Eine Anzahl alter und sehr merkwürdiger Beobachtungen angeblich gelungener Transplantationsversuche bei höheren Tieren möchte ich jedenfalls nicht unerwähnt lassen. Hunter und Duhamel wollen beobachtet haben, daß man die Sporen eines jungen Hahnes in den Kamm verpflanzen kann, ja daß derselbe dann sogar noch weiter wachsen konnte. Der Kamm, welcher sehr reichlich mit Blut versorgt wird, kann also offenbar aus seinem Überfluß die für das Wachstum des Spornes nötige Nahrung abgeben. Fischer transplantierte das Bein eines Vogelembryos in den Kamm eines Hahnes oder einer

Henne, wo es zuerst zwar noch wuchs, nach einigen Monaten aber degenerierte. Zahn transplantierte ein fötales Femur in die Nieren, wo es gleichfalls einige Zeit weiter wuchs, um später zu degenerieren. Berg transplantierte den Schwanz einer weißen Ratte in den Körper von *Mus decumanus*, wo er festwuchs und erhalten blieb, während der Schwanz der Feldmaus (*Mus sylvaticus*) am Rattenkörper nicht recht weiter kommen konnte. In den Körper eines Hundes oder einer Katze ließ sich der Schwanz einer Ratte dagegen überhaupt nicht verpflanzen. Bernt nähte die Spitze eines Rattenschwanzes mit seinem distalen Ende in die Rückenhaut desselben Tieres ein. Nachdem die Schwanzspitze hier eingeheilt war, wurde der Schwanz an seiner Basis abgeschnitten. Das transplantierte Schwanzstück blieb in der anormalen Lage am Leben, Regenerationsgeschehen an seinem freien Ende trat indessen nicht auf.

Aus der pathologischen Literatur kennen wir dagegen eine Reihe von Fällen, wo die Haut eines Säugers auf einen anderen transplantiert wurde. Transplantationen von Negerhaut auf Weiße sind oft ausgeführt worden. Doch kann man sich kein rechtes Urteil darüber bilden, was in der Folge geschieht, da die Berichte recht widersprechend sind. Summa summarum scheint mir, daß in manchen Fällen zwar die transplantierte Negerhaut ein Zeitlang am Leben bleibt, daß sie aber später durch neue Haut, welche sich unter ihr bildet, abgestoßen und verdrängt wird.

Leo Loeb hat eine Reihe interessanter Beobachtungen über Transplantationen von verschiedenfarbiger Haut beim Meerschweinchen beschrieben. Transplantiert man ein Stück schwarzer Haut vom Ohr eines Meerschweinchens auf das weiße Ohr eines anderen Tieres, so heilt das betreffende Stück Haut an und bleibt am Leben. Transplantiert man aber ein Stück weißer Haut auf ein schwarzes Ohr, so wird es bald abgestoßen und durch eine neue schwarze Haut ersetzt, welche von den Wundrändern aus regeneriert.

In der Literatur findet sich dann noch eine Reihe von Fällen, bei welchen die Transplantation von Säugerorganen, speziell inneren, an ungewöhnliche Stellen vorgenommen worden ist. Die Resultate sind nicht ganz eindeutig; in manchen Fällen scheint die Operation erfolgreich gewesen zu sein, in anderen Fällen wurde das transplantierte Organ nach und nach resorbiert, und in noch anderen wurde es zuerst teilweise resorbiert, begann aber späterhin von neuem zu wachsen. Es scheint, daß die Herstellung einer genügenden Blutversorgung die hauptsächlichste Bedingung für den Erfolg der Operation ist. Ribbert, der eine große Anzahl erfolgreicher Experimente dieser Art ausgeführt hat, stellt fest, daß die Transplantation am besten dann gelingt, wenn die zu der Operation verwendeten Stücke sehr klein sind, da sehr kleine Stücke den notwendigen Sauerstoff usw. direkt ohne Vermittlung

von Gefäßen aus der Umgebung beziehen können, während größere Stücke von innen heraus zugrunde gehen, da die zentralen Teile von der Nahrungs- und Sauerstoffquelle zu weit entfernt sind. Sobald jedoch das transplantierte Stück durch Bildung neuer Blutgefäße mit Nahrung usw. versehen werden kann, steht seiner weiteren Entwicklung und seinem Wachstum nichts mehr im Wege. Ribbert transplantierte kleine Stücke verschiedener Gewebe des Kaninchens und des Meerschweinchens in und auf die Oberfläche von Lymphdrüsen desselben oder eines anderen Tieres. Die Lymphdrüse wurde gewählt, weil kleine Stücke fremden Gewebes hier später am leichtesten entdeckt werden können. Ein kleines Stück, etwa so groß wie ein Stecknadelkopf, wird aus irgendeinem Gewebe herausgeschnitten, und so vollständig wie irgend möglich in einen schmalen Spalt irgendeiner Lymphdrüse hineingepfropft. Nach einigen Tagen, Wochen oder Monaten wird die Drüse entfernt und mittels Serienschnitten untersucht. Die meisten dieser Experimente wurden mit »epithelialen« Organen ausgeführt. Nach Ribbert können Stücke derartiger Organe, die ausschließlich aus Epithel bestehen, nicht mit dauerndem Erfolg verpfropft werden. Z. B. können die Zellen der Cornea leicht von dem darunterliegenden Bindegewebe abgetrennt und eben so leicht auch in einer Lymphdrüse am Leben erhalten werden. Doch nehmen die Zellen an Zahl ab, zeigen retrogressive Veränderungen, atrophieren und werden schließlich resorbiert. Es scheint also, daß das Epithel allein Nahrung aus dem umliegenden Gewebe nicht ziehen kann. Dagegen ist nichts leichter, als Epithel mit dem darunterliegenden Bindegewebe zusammen zu transplantieren. Das Bindegewebe bildet für die Ernährung des Epithels eine so gute Basis, daß dieses dann nicht nur am Leben bleibt, sondern auch weiter wachsen kann. Kleine transplantierte Hautstücke rollen sich nach Ribberts Befunden vollständig ein und verheilen mit ihren Schnitträndern entweder per primum oder per granulationem, so daß eine kleine Cyste mit einer zentralen Höhlung entsteht. Das Epithel hält sich dann tage- und wochenlang unverändert. Die ursprüngliche Schichtung bleibt erhalten und auch der normale Ablauf von Verhornung und Abschuppung geht unbehindert weiter. Genau dasselbe tritt ein, wenn man Stücke der Konjunktiva unter die Haut, in die vordere Augenkammer oder in eine Lymphdrüse versenkt.

Ein kleines Stück des Wandepithels der Trachea wurde mit dem daranhängenden Knorpel in eine Lymphdrüse gebracht. Das Epithel wuchs über die Wundfläche herüber, bildete aber nur eine einfache Lage von Zellen und später wurde dann auch das übrige ursprünglich mehrschichtige Epithel einschichtig.

In einem anderen Falle wurden Stücke der Wachsdrüsen aus der Leistengegend des Kaninchens transplantiert. Diese Drüse besteht aus

kugligen zusammengepreßten Alveolen, deren Innenfläche mit großen, polygonalen, hellen Zellen ausgekleidet ist. Wird nun ein kleines Stück einer solchen Drüse in eine Lymphdrüse transplantiert, so tritt eine Reihe sehr bezeichnender Veränderungen auf. Das Wandepithel der Alveolen bildet sich zu einem geschichteten Plattenepithel um, und ihr Lumen füllt sich mit Zelldetritus und Wachs. Am stärksten machen sich diese Veränderungen in den mehr zentral gelegenen Alveolen geltend, während die peripheren, welche in Berührung mit der Lymphdrüse stehen, weniger betroffen werden. Offenbar hängt diese größere Widerstandskraft der peripheren Alveolen mit ihrer besseren Ernährung zusammen. Nach einigen Monaten schwellen die Alveolen schließlich kuglig an und degenerieren. In ähnlicher Weise gingen auch Stücke von der Speicheldrüse zugrunde, die in die Peritonealhöhle versenkt worden waren.

Auch schmale Stücke Leber wurden in eine Lymphdrüse transplantiert. Dieses Gewebe erwies sich jedoch im allgemeinen weniger widerstandsfähig wie die Speicheldrüsen, sodaß die einplantierten Stücke meist degenerierten. Wenn sie überhaupt am Leben blieben, hielt das Lebergewebe sich oft für viele Wochen unverändert. Nach zwei oder drei Wochen bildete sich dann aber Bindegewebe zwischen den peripheren Leberzellen und drängte so die Zellen auseinander. Die Zellen selhst wurden kleiner und kleiner, das Protoplasma atrophierte mehr und mehr, bis es zuletzt ganz zugrunde ging. Gerade entgegengesetzt reagierten dagegen Stücke aus dem Gallengang. Diese zeigten manchmal sogar ein so aktives Wachstum, daß es zur Entwicklung zahlreicher verzweigter Kanäle kam.[1])

Transplantierte Nierenstücke gingen große, regressive Veränderungen ein und wurden schließlich resorbiert, desgleichen transplantierte Stücke vom Hoden. Nach sechs Tagen verschwanden die Sertolischen Zellen und Spermatiden und nur eine Art indifferenter Zellen blieb zurück, welche durch helleres Protoplasma und einen größeren Kern gekennzeichnet waren. Binnen 17 Tagen gingen auch diese zugrunde, und endlich wurden die Stücke vollständig resorbiert. Das gleiche Schicksal hatten Stücke vom Ovarium, von denen schließlich nur ein bindegewebiges Stroma übrig blieb.

Die merkwürdigsten Veränderungen bei der Transplantation von allen machte das Bindegewebe durch; dasselbe wurde zuerst lockerer, indem die Zellen, sowohl Kern wie Leib, quollen und größer wurden. Die Zellvermehrung wurde zwar nicht sistiert, aber beträchtlich langsamer. Diese Veränderungen erfolgten schon in den ersten ein bis zwei Tagen, dann, ein bis zwei Monate später, wurde das Zellgefüge

---

[1]) Es ist bekannt, daß ja auch der Regenerationsprozeß der Leber speziell von den Gallengängen ausgeht.

wieder kompakter, die Zellfortsätze zahlreicher und die Kerne kleiner und länger, um dann schließlich definitiv zu degenerieren.

Endlich wurden auch noch kleine Knochenstücke und zwar Schwanzwirbelstücke transplantiert. Bei diesen Experimenten wurde darauf geachtet, daß jedes Stück noch etwas Periost und Mark enthielt. Das Knochengewebe degeneriert, aber Periost und Mark entwickeln sich zuerst weiter, ja es wird sogar neuer Knochen aus den Zellen des Marks und des Periosts gebildet, wenigstens im Anfang, denn schließlich wird das ganze Stück, sowohl das alte wie das neue Gewebe, resorbiert. Transplantierte Muskelstücke verfallen gleichfalls der Resorption.

Das Generalergebnis aller dieser Experimente Ribberts ist also, daß transplantierte Gewebsstücke in der Regel nicht weiter wachsen können, sondern Veränderungen eingehen, welche er als Rückkehr zu einem früheren Entwicklungsstadium auffaßt. Die Veranlassung für diese Veränderungen erblickt er in der verkehrten Lage der Stücke im Ganzen, die direkte Ursache ist entweder nur eine qualitative oder quantitative Veränderung der Ernährung oder der Wegfall des nervösen Reizes oder endlich der Wegfall der Funktion.

Alle diese Befunde haben einen direkten Bezug auf das Problem der Regeneration. Sie lehren, daß alle Arten von Gewebe überleben, und daß ihre Zellen sich an den allerverschiedensten Punkten des Körpers vermehren können; indessen handelt es sich in diesen Fällen doch um Vorgänge, welche mit der Regeneration eines ganzen Organes nicht zu vergleichen sind. Oft nehmen die Zellen in ihrer neuen Lage eine ganz neue Anordnung an. Einer Periode gesteigerter Aktivität folgt ein Degenerationsprozeß und schließlich die Atrophie des Stückes. Ribbert führt diese Schlußatrophie auf ungenügende Ernährung zurück. Dieser Meinung kann ich mich indessen nicht anschließen, da ja in den ersten Wochen nach der Transplantation aktives Wachstum stattfindet und in einigen Fällen, wie z. B. beim Knochen, sogar Bildung von neuem Gewebe beobachtet wird. Doch wäre es ja immerhin möglich, daß die betreffenden Gewebe nach der Transplantation die für ihr ferneres Wachstum nötigen Stoffe aus der Nachbarschaft nicht mehr erhalten können und daß sie infolgedessen, wenn die in ihnen aufgestapelten Reservesubstanzen einmal verbraucht sind, nicht weiter wachsen können und schließlich degenerieren. Sehr interessant wäre es, zu prüfen, ob vielleicht Stücke, welche in Organe derselben Art implantiert werden, definitiv in ihrer neuen Lage einheilen können.

Die Transplantationsversuche, welche in den vorhergehenden Zeilen beschrieben worden sind, wurden samt und sonders bei erwachsenen Organismen ausgeführt. Ganz anders liegen die Dinge nun, wenn Stücke eines sich entwickelnden Eies oder Embryos miteinander vereinigt werden, da ja in diesen Fällen neben dem Verheilungsprozeß die begonnenen Entwicklungsvorgänge ungestört ihren Fortgang nehmen

können. Eine große Anzahl von Experimenten dieser Art hat Born ausgeführt, der Stücke von Kaulquappen derselben oder auch differenter Spezies mit einander verheilte. Die Experimente wurden kurz vor dem Entwicklungsstadium vorgenommen, in dem die Kaulquappen sich anschicken, die Eihüllen zu verlassen. Die Schnittflächen werden miteinander in innige Berührung gebracht und die Objekte dann mittels feiner Silberdrähte oder Silberblechstückchen ein oder zwei Stunden lang in dieser Lage fixiert. Die Teilstücke heilen leicht aneinander, und die Vereinigung bleibt auch eine dauernde. Bevor wir die Versuche Borns näher betrachten, wird es ganz zweckmäßig sein, uns mit dem Regenerationsvermögen von jungen Kaulquappen zu befassen. Schneidet man einer Kaulquappe den Schwanz ab, so bildet sich ein neuer; doch besitzen nicht alle Körperteile der Kaulquappe ein gleich gutes Regenerationsvermögen. So findet z. B. nach Schapers Versuchen nach Entfernung eines Teils oder des ganzen Gehirns keinerlei Regeneration statt. Ich habe gefunden, daß, wenn man die Gegend, in welcher sich das Herz bildet, beim jungen Embryo herausschneidet, kein neues Herz gebildet wird.[1]) Teilt man eine Kaulquappe durch einen Querschnitt in der Mitte des Körpers in zwei Teile, so kann keins der beiden Stücke die fehlende Hälfte regenerieren. Byrnes hat gefunden, daß, wenn man bei sehr jungen Quappen die Gegend, in welcher die hinteren Extremitäten sich herausbilden sollen, herausschneidet, eine neue Extremität gebildet wird. Aber auch noch bei etwas älteren Kaulquappen können nach Spallanzani die hinteren Extremitäten, wenn sie abgeschnitten werden, sich regenerieren. Barfurth hat diese Befunde in letzter Zeit bestätigt. Bei einer jungen Kaulquappe wurde, bevor die feinere Differenzierung des Schwanzes begonnen hatte, das Schwanzende abgeschnitten und blieb auch einige Tage lang am Leben. Es wurde größer und flacher und bildete eine Anzahl der typischen V-förmigen Somiten, ja am Vorderende findet sogar eine, wenn auch nur geringe Regeneration nach Vulpians und Borns Befunden statt. Die Chorda und das Rückenmark können sogar in das neue Gewebe Ausläufer hineinsenden und selbst neue Muskelfäden erstrecken sich in manchen Fällen in das Regenerat. Doch sterben die Stücke, bevor noch ein irgendwie charakteristisches Regenerat entstanden ist. Pfropft man indessen den Schwanz in umgekehrter Richtung auf eine andere Kaulquappe, so geht die Regeneration weiter, und es entsteht, wie Harrison entdeckt und ich bestätigen kann, ein schwanzähnliches Gebilde.

Born hat gefunden, daß man die vordere Hälfte einer Kaulquappe mit der hinteren Hälfte derselben oder selbst einer anderen vereinigen kann,

---

[1]) Indessen habe ich in einem derartigen Falle rhythmische Pulsationen in einem Gefäß auf der einen Seite des Halses in der Gegend des Pharynx bemerkt.

und daß dann ein Einzelindividuum entsteht, welches in manchen Fällen bis zur Metamorphose am Leben erhalten werden kann. Schneidet man den Kopf einer Kaulquappe ab und pfropft ihn auf die Seite einer anderen Kaulquappe, so bleibt der neue Kopf leben und setzt auch in der neuen Lage seine Entwicklung fort. Entwickeln sich hinreichend neue Blutgefäße, um ihn gut zn ernähren, so kann er dieselbe Größe erreichen wie der Kopf der Kaulquappe, auf welche er aufgepfropft ist. Dasselbe ereignet sich, wenn man den Schwanz einer Kaulquappe seitlich an eine andere Kaulquappe anheilt. In diesem Falle zeigt, wenn zur Zeit der Metamorphose der normale Schwanz resorbiert wird, der an der falschen Stelle aufgepfropfte Schwanz gleichfalls Zeichen von Degeneration. Selbst die ganze hintere Hälfte einer Kaulquappe kann ventral oder lateral auf eine andere transplantiert werden, ohne in ihrer Entwicklung gestört zu werden.

Auch Kaulquappen verschiedener Spezies können miteinander vereinigt werden und zwar nach den verschiedensten Richtungen. Z. B. können einfach zwei Köpfe miteinander verbunden werden, oder die Verheilung geschieht Bauch gegen Bauch. Dann machte Born längere oder kürzere Kaulquappen als normal, indem er Teilstücke benutzte, welche länger oder kürzer als die Hälfte waren usw. In allen diesen Fällen findet keine Regeneration an der Vereinigungsstelle statt, sondern die inneren Organe, wie Verdauungstraktus, Nervensystem und Blutgefäße, vereinigen sich an der Berührungsstelle miteinander. Wenn Stücke mit den korrespondierenden Schnittflächen aneinander gelegt werden, so wachsen immer gleiche Organe mit gleichen zusammen: Nervensystem mit Nervensystem, Darmkanal mit Darmkanal, Vornierengang mit Vornierengang, Cölom mit Cölom, und selbst die beiden Chorden können sich, wenn auch weniger oft, miteinander vereinigen. Daß dieser letztere Fall immerhin seltener eintritt, liegt wohl daran, daß sich die beiden Chorda-Schnittenden so oft nicht direkt berühren können, weil die Chorda, welche zäher ist als die anderen Gewebe, infolge des Schnittes in einem oder beiden Stücken öfter so verbogen war, daß die Enden nach ganz verschiedenen Richtungen zeigen, wenn die Stücke gegeneinander gehalten werden. Wenn die gleichen Organe miteinander in Berührung gebracht werden, so vereinigt sich das Gewebe des einen direkt mit dem Gewebe des anderen; und wenn das Organ ein Hohlorgan ist, wie der Verdauungstraktus oder das Medullarrohr, so vereinigen sich auch ihre Höhlungen. Nach Borns Befunden scheint es sogar, als ob selbst solche Organe, die gar nicht direkt miteinander in Berührung gebracht worden sind, sich finden und dann miteinander verheilen können, und wenn diese Vereinigung auch nicht gleich auf kürzestem Wege erfolgt, früher oder später geschieht sie doch, wenn auch auf Umwegen. Wenn aber die Schnittenden ungleicher Organe, wie z. B. Medullarrohr und Chorda in Be-

rührung gebracht werden, so tritt keinerlei Vereinigung ein, sondern es bildet sich an den Schnittenden Bindegewebe. Die Vereinigung homologer Organe könnte, wie Born meint, auf eine Art von Cytropismus zurückgeführt werden, d. h. sie wäre durch eine Art gegenseitiger

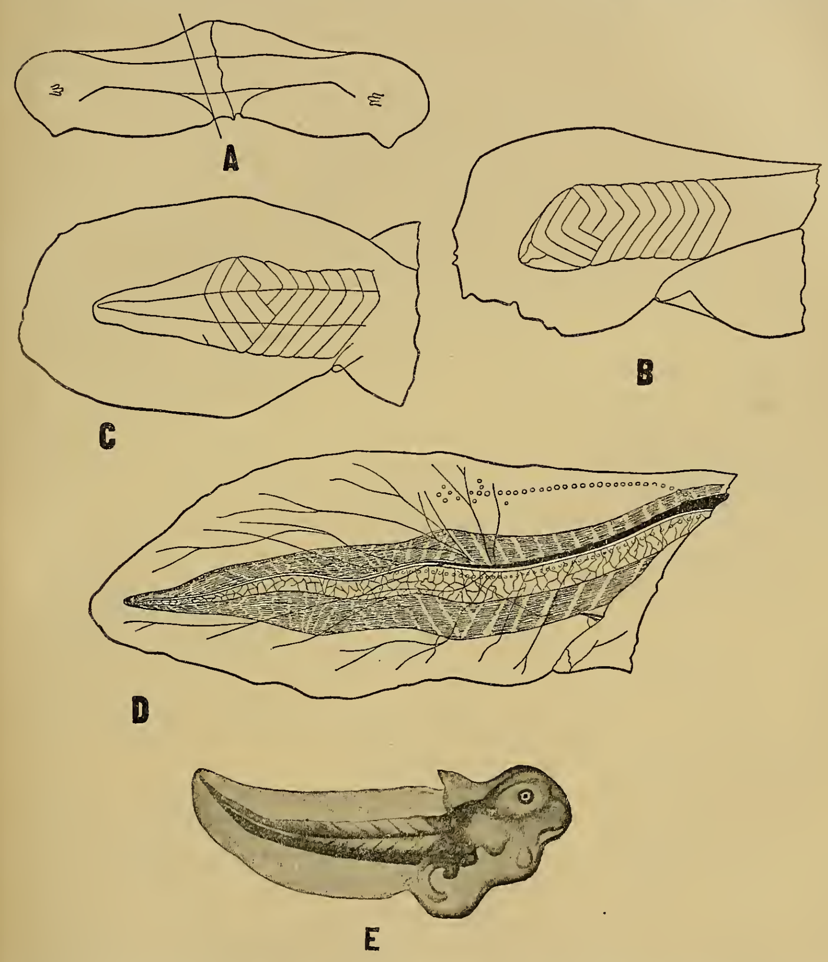


Fig. 65. *A* nach Harrison. Vereinigung zweier Kaulquappen mit ihren hinteren Schnittflächen. 2 Tage nach der Operation. Die Linie links der Vereinigungsstelle zeigt an, wo der eine Komponent später abgeschnitten wurde. *B* Teil des Schwanzes des rechten Komponenten von *A*. 5 Tage nach der zweiten Operation. *C* dasselbe, 9 Tage danach. *D* dasselbe, 95 Tage danach. *E* nach Born. Kombination von *Rana esculenta* (vorn) und *Rana arvalis* (hinten). 13 Tage nach der Vereinigung.

Anziehung zwischen gleichartigen Teilen bedingt, wie sie nach Roux ja auch zwischen den isolierten Blastomeren des Froscheies bestehen soll. Born meint, daß die erste, außerordentlich schnell vor

sich gehende Vereinigung auf der Anziehung beruht, die die Zellen des Ektoderms des einen Komponenten auf die des anderen ausüben.

Born gelang es ferner, Kaulquappenstücke, selbst ganz verschiedener Familien, miteinander zu vereinigen. Merkwürdigerweise fand er, daß einige dieser Kombinationen leichter hergestellt werden konnten als andere. Es ist jedoch nicht klar, ob dieses verschiedenartige Verhalten der verschiedenen Kombinationen auf Größenunterschieden der Stücke oder vielleicht auch auf Unterschieden im Wachstumstempo beruht, oder ob hier ein tieferliegender Hinderungsgrund, vielleicht Mangel an Affinitäten zwischen den verschiedenen Geweben vorliegt. Eine Kombination von *Rana esculenta* (vordere Hälfte) mit *Bombinator igneus* (hintere Hälfte) wurde hergestellt. Die Kombination blieb zehn Tage am Leben und wurde, als sie pathologische Veränderungen zu zeigen begann, getötet. Eine andere Kombination zeigt Fig. 65, *E*, wo der vordere Teil von *Rana esculenta* mit dem hinteren von *Rana arvalis* vereinigt wurde.[1]) Das Blut des hinteren Komponenten wurde durch die Aktion des Herzens des vorderen durch die Gefäße getrieben. Das Tier blieb 17 Tage am Leben. Bei all diesen Kombinationen von verschiedenen Spezies behielt jeder der beiden Komponenten seinen spezifischen Charakter, und wenn auch in vielen Fällen der eine seine Nahrung mittels des gemeinsamen Blutkreislaufes direkt von dem anderen bezog, so wurde doch niemals irgendein Einfluß des einen Komponenten auf den anderen beobachtet.

Auch Harrison ist es gelungen, Individuen von zwei verschiedenen Spezies, *Rana virescens* und *Rana palustris*, zu einem einzigen Individuum zu vereinigen, und zwar blieb in diesem Falle die Kombination eine weit längere Zeit am Leben als bei den Bornschen Versuchen, da es Harrison gelang, dieselbe bis zur Metamorphose aufzuziehen. Und auch nach der Metamorphose behielt jeder der beiden Komponenten seine charakteristischen Merkmale.

Das Nichtauftreten von Regenerationsgeschehen nach der Vereinigung wird in manchen Fällen darauf zurückgeführt werden können, daß in der Gegend, durch welche der Schnitt gelegt worden ist, Regenerationsvermögen überhaupt nicht vorhanden ist. Indessen kann diese Erklärung für andere Fälle keine Gültigkeit besitzen, in welchen durch andere Experimente klipp und klar nachgewiesen worden ist, daß der betreffenden Gegend Regenerationsvermögen zukommt. Etwas derartiges liegt z. B. in einem Fall vor, indem zuerst ich das fragliche Experiment ausgeführt habe. Später hat dann Harrison meine Befunde nachgeprüft und bestätigt. Schneidet man die Schwanzspitzen zweier Kaulquappen ab und vertauscht sie miteinander (Fig. 66, *A*), so heilen die transplantierten Stücke vollständig an, sodaß an beiden Tieren ein

---

[1]) Die Figur ist 15 Tage nach der Operation gezeichnet.

einfacher Schwanz entsteht, und dennoch besitzt jede der beiden Schnittflächen an sich die Fähigkeit zu regenerieren in höchstem Maße. Die Aktivierung dieser Fähigkeit wird eben durch das Aufpfropfen eines anderen Schwanzes gehemmt. Bringt man dagegen derartige Stücke nicht mit einem anderen Körper in Berührung, so setzt an ihren freien Schnittflächen Regenerationsgeschehen ein, wie das Fig. 66, *D.* zeigt.

Sowohl Harrison wie ich haben eine Reihe von Experimenten ausgeführt, in welchen das Schwanzende einer Kaulquappe von einer Spezies mit dem korrespondierenden Stück einer anderen Spezies vertauscht wurde. Es zeigte sich, daß in solchen Fällen, wenn der Schwanz größer zu werden beginnt, das Ektoderm des kleineren Komponenten immer mehr distalwärts verschoben wird, wie das Fig. 66, *C* zeigt, so daß es zum Schluß nicht mehr alle Gewebe bedeckt, welche aus dem kleineren Komponenten entstanden sind, sondern daß der größte Teil des Schwanzes von dem Ektoderm des größeren Komponenten bedeckt wird. Schneidet man nun die Schwanzspitze von neuem ab, und zwar etwa in einer Linie, wie das durch die Linie *bb* in Fig. 66, *C* angedeutet wird, so erhält man eine offene Wunde, an deren Rändern sich Ektoderm von zweierlei verschiedener Herkunft befindet. Die von der Schnittfläche aus neu regenerierende Schwanzspitze besitzt also ein Ektoderm, welches von jedem der beiden Komponenten einen Anteil erhält. Ich habe dieses Experiment gerade zu dem Zweck ausgeführt, um zu prüfen, ob irgend ein Einfluß der beiden Ektodermarten aufeinander bestünde, ganz besonders dort, wo sie aneinanderstoßen. Doch konnte ich nichts derartiges konstatieren. In einer Reihe anderer Experimente wurde der Schwanz so abgeschnitten, wie es Fig. 66, *A* oder 66, *C*, *aa* zeigen. In diesen Fällen befinden sich in der Wundfläche auch innere Gewebe von beiden Spezies. Der neu regenerierte Schwanz wird also zum Teil von Geweben des einen und zum Teil von Geweben des anderen Komponenten gebildet; auch hier läßt sich keinerlei Einfluß der einen Art auf die andere nachweisen (Fig. 66, *E*). Diese Experimente lehren also, daß selbst dann, wenn Gewebe von zwei ganz verschiedenen Spezies nebeneinander liegend regenerieren, von keinem der beiden ein Einfluß auf das andere ausgeübt werden kann.

Eine andere Reihe von Transplantationsversuchen ähnlich denen, welche Joest und ich beim Regenwurm ausgeführt haben, hat Harrison an der Kaulquappe vorgenommen. Später habe ich selbst auch einige Experimente dieser Art gemacht. Zwei vordere Kaulquappenhälften wurden mit ihren hinteren Schnittflächen verheilt, wie Fig. 65, *A* zeigt. Ein oder zwei Tage nach der Vereinigung wird eines der Individuen in der Schwanzgegend nahe der Vereinigungsstelle abgeschnitten. Es bleibt dann am Ende des Schwanzes der einen Kaulquappe ein Teil des

Schwanzes der anderen, nur in umgekehrter Richtung, zurück, so daß die freie Wundfläche morphologisch eine vordere des kleineren Stückes ist. In diesem Falle bildet sich an diesem Schnittende ein schwanzähnliches Gebilde (Fig. 65, *B*, *C* und *D*). Es enthält eine Fortsetzung der Chorda und des Medullarrohres, welche sich in der charakteristischen Weise bis zur Spitze des Gebildes erstrecken Das Gebilde ist flach und besitzt zentral einen Streifen von Muskelgewebe sowie einen dorsalen und ventralen Flossensaum. Die Muskeln eines normalen Schwanzes zeigen eine charakteristische V-förmige Anordnung, wobei die Spitze

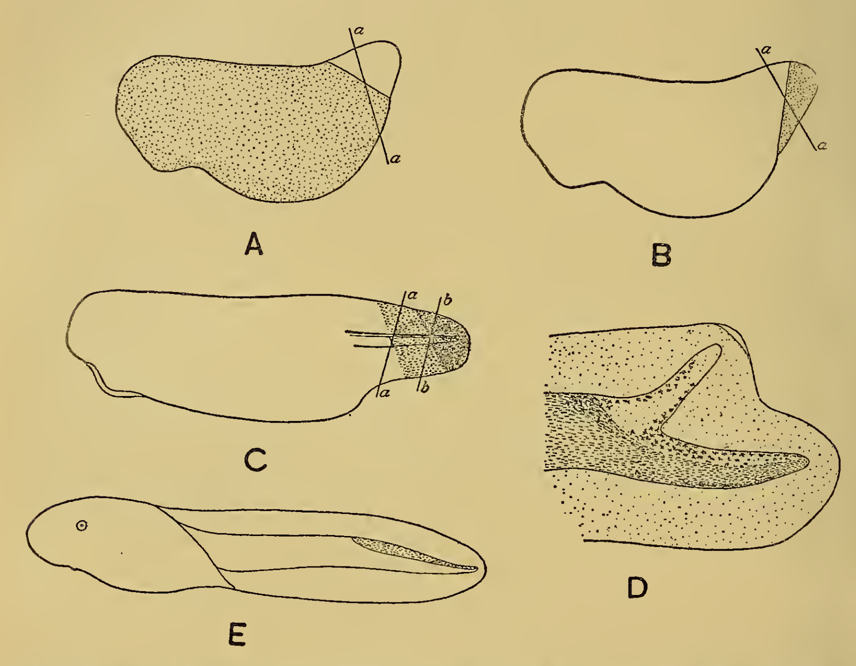


Fig. 66. *A Rana sylvatica* mit aufgepfropftem Schwanz von *Rana palustris*. Linie *a—a* zeigt an, wie der Schwanz abgeschnitten wird. *B Rana palustris* mit Schwanzpfropf von *R. sylvatica*. Linie *a—a* zeigt an, wie der Schwanz abgeschnitten wird. *C* Älteres Stadium einer Kombination wie in *B*. Die Linien zeigen zwei mögliche Operationsmoden an. *D* ein Individuum mit zwei Schwänzen, von denen einer Material von beiden Komponenten enthält. *E* späteres Stadium von *C* nach Abschneiden des Schwanzes in der Höhe *a—a*.

des V kranialwärts gerichtet ist. In dem Regenerat sind die Muskeln unglücklicherweise so unregelmäßig angeordnet, daß es unmöglich ist, etwas Präzises über ihre Anordnung auszusagen (Fig. 65, *D*). Wäre das neue Gebilde in Wahrheit ein echter Schwanz, so müßten die V offenbar genau so gerichtet sein, wie in dem größeren Komponenten, das heißt also, ihre Scheitel müßten umgekehrt stehen als wie in dem

Organismus, aus dessen Gewebe sie entstanden sind. Ist das Regenerat aber kein neuer Schwanz, sondern eine Neubildung — vielleicht sogar eine abortive Rumpfregeneration des kleineren Komponenten, so müßten die V so stehen, wie sie in dem kleineren Komponenten gestanden hatten. Es läßt sich hier, wie gesagt, leider darüber nichts Genaues aussagen. In einem Fall von Harrison war die Anordnung der Muskeln im Regenerat nicht derartig, wie sie hätte sein müssen, wenn das Regenerat ein heteromorpher Schwanz gewesen wäre. Aber auch ein derartiger Befund, selbst wenn er ganz einwandsfrei ist, gibt keine eindeutige Auskunft über den Charakter des Regenerates, weil man immer daran denken muß, daß bei den Bedingungen dieses Experimentes die Anordnung der Muskeln durch die Funktion des Schwanzes bestimmt worden ist, wenn diese Deutung auch nicht gerade wahrscheinlich erscheint. Harrison läßt nach einer sorgfältigen Untersuchung die Frage unentschieden, scheint jedoch mehr der Meinung zuzuneigen, daß es sich um eine nicht vollendete Neubildung und nicht um einen heteromorphischen Schwanz handelt. Ich bin dagegen vielmehr geneigt, zu glauben, daß die letztere Erklärung die richtigere ist. Ich habe nämlich noch auf einem anderen Wege ein ganz analoges Gebilde zur Entwicklung gebracht. Ein kleines dreieckiges Stück wird, wie es Fig. 67, *A* zeigt, aus dem oberen Teil des Schwanzes herausgeschnitten und zwar so, daß der Scheitel des Dreieckes durch die Chorda oder selbst noch die Aorta hindurchgeht. Hält man nun die Schnittflächen einige Stunden lang auseinander, bis die freien Wunden sich mit Ektoderm bedeckt haben, so können sie sich nicht mehr miteinander vereinigen und es bleiben zwei freie Schnittflächen zurück, eine am distalen Ende der Schwanzbasis und die andere am proximalen Ende des distalen Schwanzstückes. Die letztere entspricht der bei dem Transplantationsexperiment. Von beiden Schnittflächen aus findet Regenerationsgeschehen statt. Beide Regenerate sind genau gleich und haben beide die Form eines regenerierten Schwanzes. Das Regenerat, welches sich von der proximalen Schnittfläche des distalen Schwanzendes entwickelt, enthält eine Chorda, ein Medullarrohr, Bindegewebe, Pigmentzellen und Muskelgewebe (Fig. 67, *B*). Die Anordnung der Muskelfasern ist im allgemeinen eine unregelmäßige, so daß von der charakteristischen V-Form nichts zu entdecken ist.

Zwei Eier oder zwei ganze, sehr junge Embryonen miteinander zu vereinigen, hat man nur in sehr wenig Fällen versucht, so daß wir nur ein sehr geringfügiges Beobachtungsmaterial von derartigen Fusionen besitzen. Die Verschmelzung von zwei Eiern zu einem einzigen regt eine Reihe sehr interessanter Fragen an. Jedes Ei hat die Fähigkeit, einen Embryo von normaler Größe hervorzubringen. Wenn nun zwei Eier zu einem vereinigt werden, wird dann ein einzelner Riesenorganismus oder ein Zwillingsorganismus entstehen? Im ersteren Falle

würde aus dem vorhandenen doppelten Material ein neuer Organismus von doppelter Größe gebildet werden. Nur durch ein derartiges Experiment könnte entschieden werden, ob die einzelnen Spezies auch eine obere Größengrenze besitzen, über die sie nicht hinausgehen können, wie sie eine untere haben, unter die sie nicht hinuntergehen können. Wenn dagegen aus der Fusion zweier Eier zwei verschmolzene Organismen entstehen, so würde dieser Befund lehren, daß die

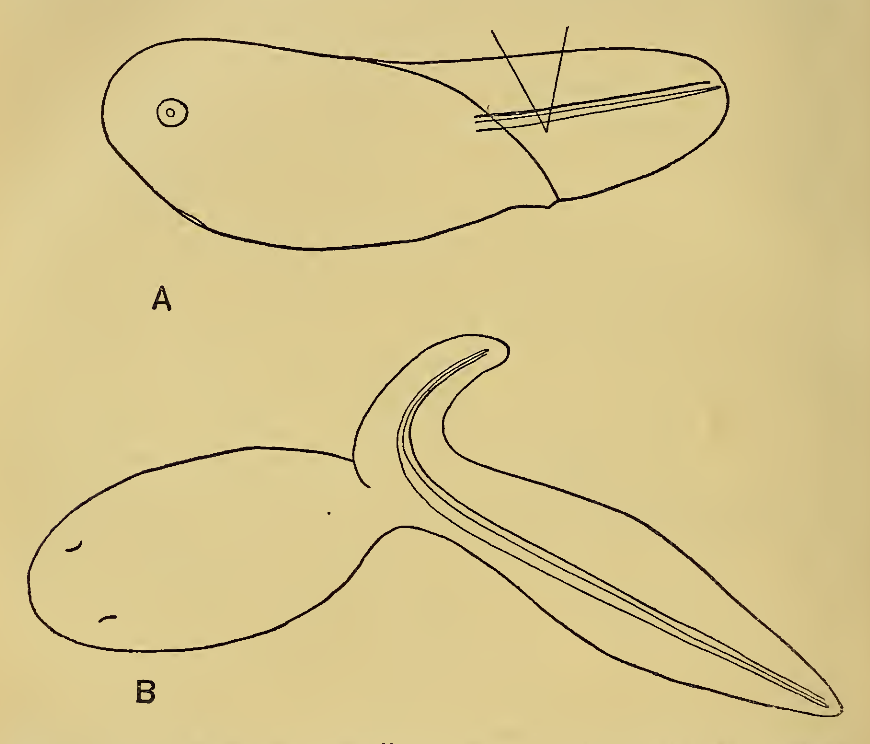


Fig. 67. *A* Kaulquappe, bei der ein **V**-förmiges Stück aus der Basis des Schwanzes herausgeschnitten wurde. *B* älteres Stadium von *A* mit einem schwanzförmigen Auswuchs an der Schwanzbasis.

Struktur und die Organisation des Eies eine solche ist, daß sich zwei Eier nicht zu einem einzelnen von doppelter Größe verschmelzen können. Endlich ist es außerordentlich interessant zu wissen, bis zu welchem Entwicklungsstadium die Vereinigung noch mit Erfolg vorgenommen werden kann, denn es ist ja durchaus denkbar, daß eine Umordnung in einem Stadium noch, in einem anderen aber nicht mehr möglich ist.

Zwei Blasteln vom Seeigel können zu einer einfachen vereinigt werden. Ich habe (1895) gefunden, daß gelegentlich zwei Blastulen

miteinander verkleben und verschmelzen, so daß eine einfache Kugel von doppelter Größe gebildet wird. In der Regel entwickeln sich aus jeder Doppelblastula zwei Gastrulen und zwei mehr oder weniger vollständige Embryonen. In einigen wenigen Fällen habe ich dagegen gefunden, daß ein einfacher Embryo gebildet wird, welcher freilich immer noch Spuren seines doppelten Ursprungs zeigt. In letzterer Zeit ist es Driesch (1900) gelungen, zwei gefurchte Eier oder Blastulae so vollständig zur Vereinigung[1]) zu bringen, daß sich aus ihnen vollkommen einfache Individuen entwickelten. In einem je früheren Stadium die Verschmelzung stattfindet, umsoweniger zeigt nach Drieschs Befunden der Embryo Anzeichen eines doppelten Ursprungs. Auch zur Straßen hat Riesenembryonen beschrieben, welche durch die Fusion von zwei Eiern von *Ascaris megalocephala* entstanden waren. Loeb hat beobachtet, daß die Eier von Chaetopterus, welche durch Salzlösungen von bestimmter Art und Konzentration zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden können, hierin oft zusammenkleben und Riesenembryonen bilden. Moszkowski hat auf den Unterschied in der Entwicklung von Eiern hingewiesen, die vor Beginn der Furchung verschmelzen, und solchen, die erst im gefurchten Stadium zur Verschmelzung gebracht werden. Nach seiner Meinung wirft dieser Unterschied ein interessantes Streiflicht auf eine der Hauptaufgaben der Furchung. Salas und zur Straßens Riesenembryonen von *Ascaris megalocephala* entstehen immer aus der Verschmelzung ungefurchter Eier; bringt man dagegen gefurchte Eier oder gar schon fertige Blasteln zur Verschmelzung, so entstehen Bildungen, die wenigstens primär immer ihren doppelten Ursprung verraten. Die Furchung hat eben offenbar mit den Zweck, die bis dahin labile Struktur des Eies zu fixieren, daher ist eine Umordnung von zwei Einzelstrukturen zu einer einzigen umso leichter, in je früheren Stadien der Furchung sie versucht wird.

---

[1]) Membranlose Eier wurden in kalkfreies Wasser gebracht, zu welchem einige Tropfen Kalilauge hinzugefügt worden waren.

X. Kapitel.

Über die Herkunft der neuen Zellen und Gewebe.

Es ist recht schwierig festzustellen, wo die neuen Zellen entstehen, die das Regenerat aufbauen. Das einzige Mittel, das uns bis jetzt zu Gebote steht, ist, eine Reihe von Objekten, die sich in verschiedenen Stadien der Entwicklung befinden, in Serienschnitte zu zerlegen. Da nun bei den verschiedenen Tieren aber erstens immer individuelle Verschiedenheiten im Gang und der Geschwindigkeit der Entwicklung vorkommen und wir zweitens unsere Resultate nur mittelbar aus einem Vergleich der verschiedenen Stadien erschließen können, so ist die Frage, was für histologische Veränderungen im Beginn und während der Regeneration stattfinden, noch sehr wenig geklärt, selbst bei solchen Formen, welche immer und immer wieder als Versuchsmaterial gedient haben. Wenn es möglich wäre, die Verschiebung und das Wachstum der lebenden Zellen an ein- und demselben Tier während des Lebens zu verfolgen, dann würde die Frage einfacher zu entscheiden sein, doch sind die Fälle, wo das möglich ist, außerordentlich selten. Wir werden so vorgehen, daß wir uns in erster Linie mit den einfacheren und besser bekannten Vorgängen beschäftigen und erst nach und nach zu den schwierigeren und weniger gut bekannten übergehen werden.

Die Regeneration des Kopfes und Schwanzes von Lumbriculus und gewissen Naiden ist ein verhältnismäßig einfacher Prozeß und ist daher auch von einer Reihe von Forschern histologisch untersucht worden. Ihre Resultate stimmen auch, wenigstens was die Hauptpunkte anbetrifft, überein. Semper (1876) hat die Herkunft der neuen Zellen bei der Bildung neuer Individuen durch Knospung bei Nais beschrieben. Er fand, daß das neue Gehirn und das Bauchmark sich aus dem Ektoderm bilden, ebenso das neue Mesoderm, während der neue Darmtraktus sich aus dem alten entwickelt mit Ausnahme des Pharynx, welcher durch Verschmelzung zweier mesodermaler »Kiemenspalten« entsteht. Bülow (1883) studierte die Regeneration des Schwanzes bei Lumbriculus. Er fand, daß das Bauchmark des Regenerates zuerst als eine paarige ektodermale Verdickung angelegt wird, während das neue Mesoderm prolifer durch Neubildung von Zellen entsteht. Diese Zellen

werden zwischen Ektoderm und Entoderm eingestülpt — er sieht das Proctodaeum als ein entodermales Gebilde an, während man heute der Ansicht ist, daß es durch eine Einstülpung des Ektoderms entsteht. Die neueren Arbeiten von Randolff, Rievel, Michels, Hasse, von Bock, Hepke, von Wagner, Abel und G. Nußbaum, welche dieselben oder doch wenigstens verwandte Formen behandeln, haben nicht nur einige Irr-

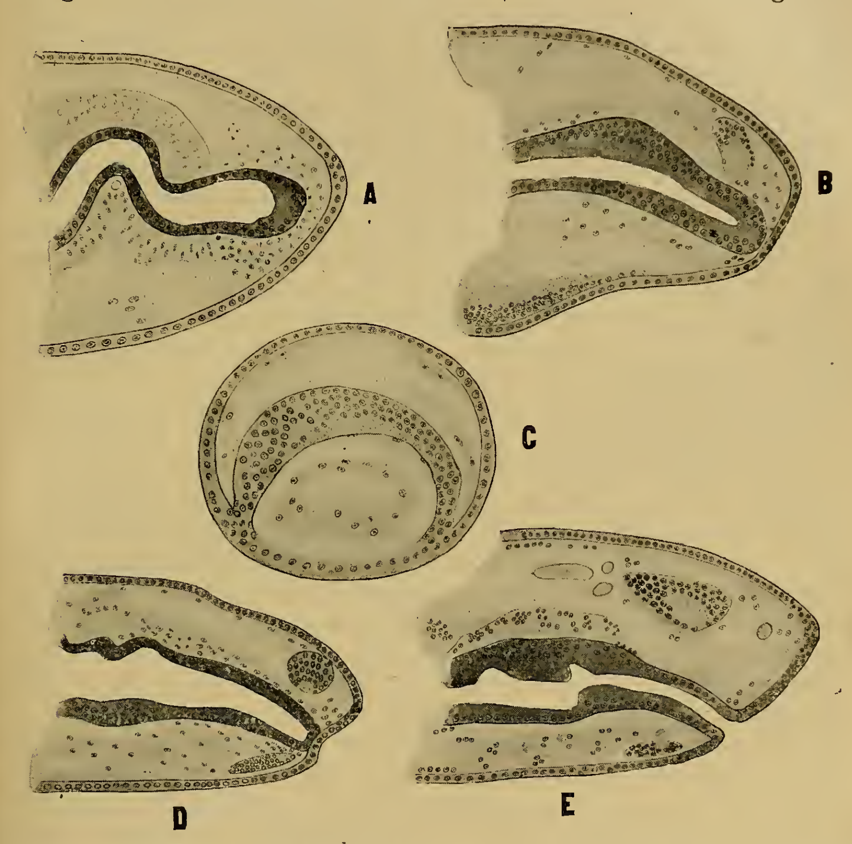


Fig. 68. Nach Hasse. Regeneration des Kopfes von *Tubifex rivulorum*. *A* Sagittalschnitt vom Vorderende. 6 Tage nach der Operation. *B* 11 Tage nach der Operation. *C* Querschnitt durch das Regenerat. 5 Tage nach der Operation. *D* Sagittalschnitt. 14 Tage nach der Operation. *E* 16 Tage nach der Operation.

tümer in den älteren Werken von Semper und Bülow korrigiert, sondern auch eine Reihe neuer und wichtiger Tatsachen erbracht, und zwar besonders über die Bildung des Mesoderms im Regenerat. Es liegt nicht im Rahmen dieses Werkes, eine detaillierte Aufzählung aller Befunde dieser Autoren zu geben. Ich muß mich darauf beschränken, kurz auf die Hauptpunkte aufmerksam zu machen. Wenn das Vorder-

ende von Lumbriculus oder Tubifex abgeschnitten wird, so werden die offenen Wundflächen bald geschlossen und zwar durch eine Zusammenziehung der Muskulatur der Leibeswand. Nach einigen Autoren ist es hauptsächlich die Zirkulärmuskulatur, welche hierbei in Aktion tritt, nach anderen wieder die Längsmuskulatur. Die Schnittenden des Darmtraktus ziehen sich ein wenig aus der Hautwunde zurück, dann vereinigen sich die Wundränder, so daß ein Blindsack entsteht (Fig. 68, *A*). Während der nächsten ein oder zwei Tage können keine weiteren wichtigen Veränderungen beobachtet werden. Nun erscheint über den Schnittflächen bald eine Schicht neuen Ektoderms. Dieses nimmt in allen Fällen seinen Ursprung direkt aus dem alten. Sobald es auftritt, zieht sich das alte Ektoderm von der Wundfläche zurück, die schließlich nur von einer einfachen Schicht von Ektodermzellen bedeckt ist. Da man vor Beginn dieses Prozesses nur sehr selten Mitosen findet, so sind diese Veränderungen wahrscheinlich, wenigstens zum größten Teil, auf eine Auswanderung von Ektodermzellen zurückführen oder, was schließlich auf dasselbe herauskommt, darauf, daß bei dem Zurückziehen des alten Ektoderms eine Anzahl von Zellen über der Wundfläche zurückbleibt. In diesem neuen Ektoderm, das sich so über den Schnittenden gebildet hat, setzt jetzt eine lebhafte Zellwucherung ein, so daß bald eine große Menge junger Zellen (Fig. 68, *B*) vorhanden ist. Nun beginnt das Ektoderm sich kuppelförmig nach vorn auszubuchten. An der konkaven Innenfläche dieser Kuppel, welche die Anlage des Kopfes repräsentiert, liegen die neugebildeten Zellen, aus denen schließlich die Anlagen aller zu regenerierenden Gebilde ihren Ursprung nehmen. Die Zahl und auch wohl die spezielle Lage dieser jungen Zellen scheint bei den verschiedenen Arten verschieden zu sein. Im allgemeinen stammen die Zellen aus der ventralen und ventroanterioren Gegend der Ektodermkuppe. Der größte Teil dieses neuen Materials bildet den Mutterboden für Gehirn, Kommissuren und Bauchmark (Fig. 68, *C*). Bei Tubifex stammen die Zellen, aus denen die eben genannten Gebilde entstehen, von zwei ventralen Platten oder Proliferationszentren, die dann längs beider Seiten und dorsalwärts bis vor das blinde Vorderende des Verdauungstraktus aufsteigen. Oben und vorn, wo die beiderseitigen Anlagen aufeinander treffen, entsteht das Gehirn.[1])

Diejenigen Zellen, welche sich nicht an der Bildung des Nervensystems beteiligen, werden zur Bildung von Muskulatur und Bindegewebe des neuen Kopfes verwandt. Diese Zellen liegen besonders an der Peripherie der neugebildeten Anlagezentren.

Die Entstehung neuer Muskeln aus dem Ektoderm ist geeignet, alle

---

[1]) Bei einigen Spezies scheinen die beiden jungen Anlagen des Bauchmarks oben von Anfang an zusammenzuhängen. (Nach Hepke bei Nais.)

unsere Anschauungen über die Neubildung von Gewebe zu erschüttern, und doch sind sich gerade über diesen Punkt die neueren Forscher alle vollständig einig. Sowohl Michels wie Hepke und von Wagner sind nach sorgfältigen Untersuchungen zu genau denselben Resultaten gekommen. Jedenfalls liegt keinerlei Berechtigung vor, diese Beobachtungen irgendwie anzuzweifeln. Ihre theoretische Wichtigkeit soll später eingehend diskutiert werden.

Bald nachdem die Zellproliferation im Ektoderm begonnen hat, fängt auch das blinde Ende des Verdauungskanals an, sich vorzuwölben (Fig. 68, *D*). Die Zellen seiner Vorderwand beginnen sich lebhaft zu teilen, sodaß diese Wand bald als ein solider Zapfen nach vorn zu auswächst. Dieser Zapfen erstreckt sich bei einigen Arten weit ins Ektoderm hinein und zwar hauptsächlich nach vorne unten. Gegenüber der Stelle, wo die beiden Blätter aneinanderstoßen, bildet sich dann eine ektodermale Einstülpung in Form einer blindgeschlossenen Grube. Diese Grube, die immer tiefer und tiefer wird, bis sie schließlich die Form einer oben geschlossenen Rohre annimmt, wird später zur Mundhöhle. Ihr inneres Ende ist von Anfang an in Berührung mit dem Vorderende des Verdauungstraktus, oder aber diese Berührung kommt doch bald nach ihrer Entstehung zustande. Die beiden Zellschichten flachen sich dann gegeneinder ab und schießlich ziehen sich die Zellen in der Mitte der Berührungszone beiderseitig konzentrisch nach außen zurück, sodaß die Verbindung der neuen Mundhöhle mit dem Lumen des alten Verdauungstraktus zustande kommt. Der Mund liegt zuerst fast ganz in terminaler Lage (Fig. 68, *E*), wird aber durch das Vorwachsen seiner Wandung in dorso-anteriorer Richtung zur Bildung des Prostomiums (Oberlippe) nach und nach bauchständig. Die kurze Röhre, welche durch die Einstülpung des Ektoderms entsteht, bildet nur einen kleinen Teil des Verdauungstraktus. Sie erstreckt sich nur von der Mundöffnung bis zum Eingang des neuen Pharynx und bildet also nur die eigentliche Mundhöhle. Eine ganz ähnliche ektodermale Röhre, das Stomodaeum, bildet sich auch beim Embryo, doch entwickelt sich aus diesem nicht nur die Mundhöhle, sondern auch die Schleimhaut des Pharynx. Letzterer muß also bei der normalen Entwicklung als ein ektodermales Gebilde angesehen werden. Bei der Regeneration dagegen bildet sich die Schleimhaut des neuen Pharynx aus den vorderen Partien des Darms, also eines entodermalen Gebildes. Es wird also dasselbe Organ, der Pharynx, bei demselben Tiere von ganz verschiedenen Keimblättern aus gebildet. Dieses Resultat ist deshalb so wichtig, weil es unsere Anschauungen über den Wert der Keimblättertheorie erheblich modifizieren und vor allem unsere Überzeugung von der Spezifität der Keimblätter ganz gewaltig erschüttern muß.

Der Bericht, den wir eben über die Entwicklung des neuen Kopfes

gegeben haben, lehrt also, daß zwar einige der neuen Organe sich aus den homologen Gebilden und Keimblättern des alten Tieres entwickeln, daß dies aber durchaus nicht immer und überhaupt der Fall zu sein braucht. So bildet sich zwar das neue Ektoderm aus dem alten, die neuen Muskeln aber stammen nicht von den alten Muskeln ab, auch nicht von anderen mesodermalen Geweben, sondern vom Ektoderm. Der neue Verdauungstraktus entwickelt sich zum größten Teil aus dem alten; aber auch der neue Pharynx bildet sich aus dem alten Entoderm und nicht, wie man erwarten sollte, aus dem eingestülpten Ektoderm. Das neue Nervensystem stammt nicht von dem alten Bauchmark, sondern von einer ektodermalen Anlage. Auf diese Art und Weise hat es allerdings denselben Ursprung wie das Nervensystem bei der embryonalen Entwicklung. Die Herkunft der neuen Blutgefäße ist noch nicht genügend geklärt.

Was die Herkunft der neuen mesodermalen Organe betrifft, so spricht meiner Meinung nach zwar nichts dagegen, daß auch Zellen, welche ihren Ursprung aus den alten Muskeln und dem alten Peritoneum herleiten, am Aufbau der neuen Muskeln und des neuen Peritoneums beteiligt sind, doch wird der größere Teil der neuen Muskeln usw. sicher aus neugebildeten E k t o d e r m zellen aufgebaut. Diese letztere Entdeckung würde nichts von ihrer fundamentalen Bedeutung einbüßen, wenn es selbst bewiesen werden könnte, daß die alten Muskeln usw. auch ihren Teil zum Aufbau des Regenerats liefern. Es ist ja ebenso auch durchaus nicht absolut sicher, daß das alte Bauchmark nicht einen kleinen Anteil an der Entwicklung der neuen Nerven hat.

Die Regeneration des Schwanzendes verläuft bei diesen Formen in ganz ähnlicher Weise, wie die Bildung des neuen Kopfes. Die Wunde wird bald geschlossen, dann bildet sich eine einfache Lage von Ektodermzellen über der hinteren Schnittfläche, das Regenerat buchtet sich nach hinten aus und wird kuppelförmig. Ein paariges oder bei manchen Formen auch nur ein einfaches Bildungszentrum entwickelt sich auf der Unterseite und aus diesem entsteht dann das neue Bauchmark. Das Material, aus welchem sich das Mesoderm des neuen Schwanzes bildet, stammt nach der Meinung einiger Autoren vom Ektoderm her und zwar aus den lateralen Partien. Randolff behauptet dagegen, daß das neue Mesoderm sich direkt aus dem alten bildet und zwar speziell aus einer Reihe sehr großer Peritonealzellen, welche im ganzen Körper zerstreut liegen. Ebenso wie vorhin cranial vereinigen sich auch kaudal die Schnittränder des Verdauungstraktus, sodaß ein Blindsack entsteht, an dessen hinterer Wand sich später in ganz analoger Weise jene neuen Zellen bilden, die denselben nach hinten ins Ektoderm vorwachsen lassen. Eine trichterförmige Ektodermeinstülpung verschmilzt mit dem hinteren Ende des Verdauungstraktus und an dieser Stelle bildet sich dann zum Schluß die Afteröffnung.

Die Regeneration am Vorderende des Regenwurms ist sehr ausführlich von Hescheler beschrieben worden, und wenn seine Befunde in Anbetracht der größeren Kompliziertheit der Verhältnisse nicht so eindeutig sind, wie die eben beschriebenen, so können sie doch in vielen Punkten in Einklang mit denselben gebracht werden. Bei Heschelers Experimenten wurden vier oder fünf der vorderen Seg-

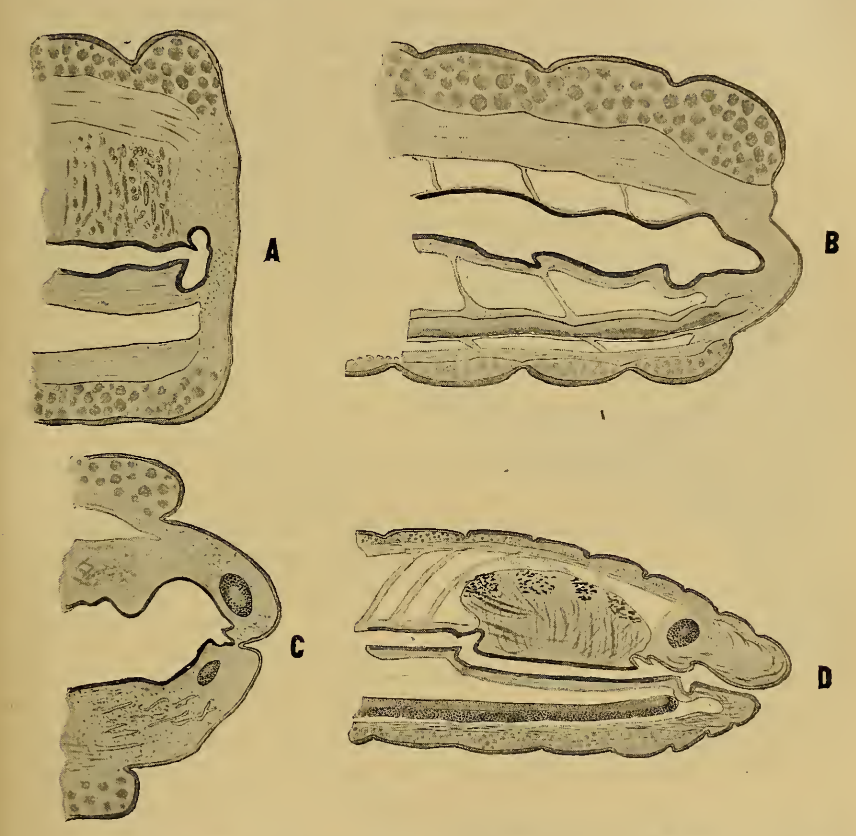


Fig. 69. Nach Hescheler. Regeneration vom Vorderende des Regenwurms. *A* nach 4 Tagen. *B* nach 11 Tagen. *C* nach 25 Tagen. *D* ein jüngeres Individuum nach 21 Tagen.

mente abgeschnitten. Das Schließen der Wunde geht etwas anders vor sich wie bei *Lumbriculus*. Es bildet sich hier nämlich nach kurzer Zeit über dem Schnittende ein Zellpfropf; die neuen Zellen scheinen Lymphzellen zu sein. Diese Zellen, die sich in großer Masse anhäufen, scheinen indessen keinerlei Anteil an dem Aufbau des neuen Kopfes zu haben, sondern nur eine Art Wundschorf zu bilden. Die Anwesenheit dieser Zellen macht es nun aber sehr schwierig zu ent-

scheiden, woher die Zellen, die später hier auftreten, herstammen. Gerade die Abwesenheit eines Wundschorfes bei *Lumbriculus* und *Nais* erleichtern ja das Studium des Regenerationsverlaufes dort so außerordentlich. Mitten unter diesen lymphoiden Zellen erscheinen dann bald andere spindelförmige Zellen, deren Ursprung, wie gesagt, nicht klar ist. Daß es sich um umgebildete Lymphzellen handelt, hält Hescheler für unwahrscheinlich, wenn sie auch vollständig mit diesen letzteren untermischt liegen. Die Spindelzellen ordnen sich dann später zu regelmäßigen Bändern an, welche aussehen, als ob sie eine Verlängerung der longitudinalen Muskeln bilden. Einige Tage nach der Operation wird der Wundschorf von den Rändern her beginnend vom Ektoderm überzogen. Die neuen Ektodermzellen entspringen aus dem alten Ektoderm, und zwar scheinen sie aus diesem auszuwandern, denn es sind aktive Zellteilungen zu dieser Zeit nicht beobachtet worden. Diese Zellen sind zuerst alle ganz gleich; die charakteristischen Drüsenzellen des Ektoderms fehlen vollständig. Der Darm zieht sich etwas von der äußeren Schnittfläche zurück und seine Wundränder verkleben miteinander. Das so gebildete blinde Ende grenzt direkt an die innere Seite des Lymphzellpfropfes. Die nächsten Veränderungen beginnen damit, daß eine große Anzahl von Karyokinesen in allen Geweben des Regenerats auftritt. Auf die Art und Weise vergrößert sich dasselbe rasch speziell in Richtung der Längsachse. Man findet die Teilungsfiguren sowohl in dem neuen, als in den Grenzgebieten des alten Ektoderms, wo Regenerat und altes Gewebe zusammenstoßen. In diesem Stadium erscheinen in dem Lympfzellpfropf die anderen spindelförmigen Zellen, welche, wie wir schon oben sahen, zum Teil wenigstens, durch Auswanderung aus dem alten Ektoderm herzukommen scheinen. Andere von den neuen Zellen leiten ihren Ursprung wahrscheinlich auch von den Schnitträndern und Enden der alten Muskeln her; indessen ist es nicht klar, ob sie durch eine Transformation der Muskelzellen selbst oder aus indifferenten Zellen, welche zwischen den alten Muskeln liegen, entstehen. Außer von diesen beiden Zellneubildungszonen wird wahrscheinlich eine Reihe von Zellen auch von den Rändern des Darmes abgespalten.

Die neuen Nervenfasern sprossen vom freien Ende des Bauchmarks her in das Regenerat hinein. In den alten Gangliengruppen treten neue Zellen auf, von denen eine Anzahl sich im Teilungsstadium befindet, und zwar selbst in solchen Gegenden, die weit von dem Schnittende entfernt liegen. Hescheler hält es für äußerst wahrscheinlich, daß nicht nur neue Nervenfasern vom vorderen Schnittende des Bauchmarkes aus in das Regenerat hineinwachsen sondern auch neue Zellen. Direkt vor dem freien Ende des alten Bauchmarks erscheint jetzt nämlich eine kompakte Masse von jungen Nervenzellen und Nervenfasern, die um den Darm herum nach vorn und oben ziehen. Vor dem Vorderende

des Darmes stoßen sie dann auf eine andere Zellmasse, die sich gleich im Beginn des Prozesses durch Anhäufung ausgewanderter Ektodermzellen dort gebildet hat. Es ist also garnicht unmöglich, daß die Zellmassen, die zu beiden Seiten des Darmes in die Höhe streben (die Kommissuren) und eventuell sogar selbst das neue Bauchmark, Zellen enthalten, die von den eben beschriebenen Zellen abstammen.

Zur selben Zeit bildet sich gerade vor dem vorderen blinden Ende des Darmkanals eine trichterförmige Einstülpung des Ektoderms. Dort, wo die beiden Blätter sich berühren, verschmelzen sie miteinander und dann reißt die Verschmelzungsmembran ein, sodaß die Verbindung des Darmkanals mit der Außenwelt hergestellt ist. Der Pharynx entwickelt sich aus dem vorderen Ende des Darmes, der allerdings nach der Operation, wie sie Hescheler ausführt, eventuell noch Teile des ehemaligen ektodermalen Stomodaeums enthalten kann, da Hescheler ja nur fünf Segmente abschneidet, das embryonale Stomodaeum sich aber um ein weniges weiter kaudalwärts erstreckt. Bei einem anderen Experiment, das von Kröber ausgeführt wurde, wurden freilich einige Segmente mehr vom Vorderende abgeschnitten, und doch blieb das Resultat ganz dasselbe (Fig. 70), womit bewiesen ist, daß der neue Pharynx auch aus entodermalem Gewebe gebildet werden kann.



Fig. 70. Nach Kroeber. Regeneration des Vorderendes von *Allolobophora foetida* nach Entfernung von sechs Segmenten. Der neue Pharynx entwickelt sich aus dem Entoderm.

Heschelers Arbeit läßt einige Punkte noch unerforscht, speziell sagt er nichts über den Ursprung der Zellen, welche die neue Muskulatur aufbauen; es scheint mir auch ziemlich unmöglich, über diese Entwicklungsvorgänge an diesem Tiere etwas auszusagen, da ja durch die Anwesenheit des Lymphzellpfropfes das Bild vollständig verdeckt und verwischt wird. Heschelers Entdeckung, daß die Zellen des Lymphpfropfes aller Wahrscheinlichkeit nach am Aufbau des Regenerats nicht beteiligt sind, ist von großem theoretischen Interesse und zeigt, daß scheinbar undifferenzierte Zellen deswegen doch nicht die Potenz zu haben brauchen, die verschiedenen Gewebsarten des Regenerats aus

sich hervorgehen zu lassen. Auch daß die Bildung des Regenerates von Zellen ausgeht, die in diesen lymphoiden Pfropf teils vom Ektoderm, teils von einigen anderen Stellen her eingewandert sind, ist eine Tatsache von fundamentaler Bedeutung. Sie warnt uns, aus dem Umstand, daß eine Masse von Zellen anscheinend das gleiche indifferente Aussehen hat, zu voreilig den Schluß zu ziehen, als wenn alle diese Zellen darum notwendig denselben Ursprung haben müßten. Wir sehen also, daß von zwei Arten scheinbar gleich indifferenter Zellen die einen Potenzen besitzen können, welche den ganzen Charakter des Regenerats bestimmen, während die anderen, trotzdem sie am selben Orte liegen, von ganz anderer Valenz sind.

Rabe hat untersucht, in welcher Weise Wunden beim Regenwurm heilen, wenn große Stücke seitlich aus der Leibeswand herausgeschnitten werden. Im allgemeinen geht die Bildung neuen Gewebes an den Schnittflächen in gleicher Weise vor sich, wie beim echten Regenerationsgeschehen. Die Wundöffnung wird durch Kontraktion der Zirkularmuskulatur geschlossen, dann häuft sich eine Masse von Lymphzellen zwischen den Wundrändern an. Vom Ektoderm wandern neue Zellen erst über den Lymphzellpfropf hinüber. Später wandern andere Ektodermzellen direkt in den Pfropf hinein. Aus diesen entstehen dann dort die neuen zirkulären Muskeln. Die neuen Longitudinalmuskeln stammen dagegen direkt von den Zellen der alten Longitudinalmuskeln her.

Rabe hat dann auch untersucht, wie die Wundheilung vor sich geht, wenn zwei Stücke mit den Schnitträndern aufeinander gepfropft werden. Die Veränderungen sind in der Hauptsache dieselben, wie bei der einfachen Wundheilung, besonders was das Verhalten vom Ektoderm und den Muskeln betrifft. Von den zwei Schnittenden des alten Bauchmarkes wachsen Fasern in eine Schicht von Lymphzellen hinein, welche sich zwischen den beiden Schnittflächen gebildet hat. Die Fasern durchqueren die Schicht und dringen in die gegenüberliegenden Enden des Bauchmarks ein, sodaß eine nervöse Verbindung zwischen den beiden Teilen zustande kommt. Während der ersten zwölf Tage sieht man in dieser Verbindungszone noch keine Ganglienzelle; erst nach dieser Zeit wandern neue Ganglienzellen, die durch mitotische Teilung alter Ganglienzellen entstanden sind, ein. In diesem Falle stammen also die neuen Ganglienzellen nicht direkt aus dem Ektoderm, wie bei der echten Regeneration. Die Schnittenden der beiden Därme vereinigen sich auch sehr bald; die erste Verbindung zwischen ihnen besorgen die Lymphzellen. Später werden neue Zellen durch mitotische Teilung der in der Nähe der Enden befindlichen Zellen gebildet, durch welche die beiden Teile schließlich definitiv miteinander vereinigt werden. Pfropft man die Schnittenden zweier verschiedener Würmer so aufeinander, daß die beiden Enden des Bauchmarks um

90° voneinander entfernt liegen, so krümmen sich jederseits die freien Enden des Bauchmarks gegeneinander, es wachsen Nervenfasern aus ihnen aus, die sich treffen, und so eine vollständige Vereinigung zuwege bringen. Ist die Entfernung der beiden Enden noch größer als 90°, so gelingt es ihnen oft nicht, sich gegenseitig zu finden.

In der Klasse der Wirbeltiere ist die Regeneration des Schwanzes und der Gliedmaßen der Amphibien und des Schwanzes der Eidechse von einer Reihe von Forschern histologisch untersucht worden. Die Regeneration des Schwanzes verschiedener Urodelen und der Kaulquappen ist am ausführlichsten von Fraisse (1885) und Barfurth (1891) beschrieben worden. Wenden wir uns zuerst den Untersuchungen Fraisses am Urodelenschwanz zu. Hier finden folgende Veränderungen statt: Zuerst zieht sich die Haut von den Rändern her soweit wie möglich über die Wunde hinüber. Zu gleicher Zeit findet eine Wanderung von Zellen aus dem Ektoderm in die Schnittfläche hinein statt. Allemal wandern aber nur die nicht spezialisierten Zellen aus. Drüsenzellen und Sinneszellen beteiligen sich an dieser Einwanderung nicht, sodaß das junge Ektoderm diese Art von Zellen noch entbehrt. Sie entwickeln sich erst später aus den undifferenzierten Zellen des neuen Ektoderms. Die Entwicklung der neuen Wirbel geht nicht in derselben Weise vor sich, wie bei der Embryonalentwicklung. Beim Embryo wird zuerst die Chorda nach und nach resorbiert. Um die Reste derselben und um das Medullarrohr häuft sich dann eine Masse mesodermaler Zellen an, aus welchen sich schließlich das Skelettgewebe bildet. Später verkümmert die Chorda in dem Maße, als die Wirbel sich entwickeln, immer mehr, bis zum Schluß nur noch ein schwacher Chordarest in den Wirbelkörpern übrig bleibt. Bei der Regeneration des Schwanzes der erwachsenen Tiere haben die Überreste der alten Chorda, selbst wenn sie sich in der Wundfläche befinden, keinen Teil an dem Aufbau des neuen Gewebes, wohl weil ja überhaupt gar keine neue Chorda gebildet wird. Von den verletzten Wirbeln, oder wenigstens von ihrem Periost aus, werden neue Zellen abgespalten, aus welchen sich ein Knorpelrohr bildet. In dieses Rohr wächst das neue Rückenmark von den freien Enden des alten Rückenmarks aus hinein. Dann bilden sich in den Knorpeln verschiedene Ossifikationszentren, von welchen aus die knöchernen Wirbel entstehen. Das neue Rückenmark regeneriert sich aus dem alten oder, genauer gesagt, aus den Zellen des den Zentralkanal auskleidenden Epithels. Die neuen Muskeln werden von Zellen gebildet, die von den Zellen der alten Muskeln abstammen.

Bei Kaulquappen geht die Regeneration des Schwanzes in ganz genau derselben Weise vor sich wie bei den erwachsenen Urodelen, nur daß, da der Schwanz hier ja nur eine Chorda besitzt, auch nur eine neue Chorda und und keine knöchernen Wirbel regeneriert werden. Nach Fraisse bildet sich die neue Chorda aus Zellen, die der Scheide

der alten Chorda entstammen, und nicht aus den großen vakuolisierten Zellen der Chorda selbst. Die embryonalen Chordazellen entwickeln sich seiner Meinung nach aus dem embryonalen Entoderm,[1]) während die Zellen der Chordascheide aus dem Mesoderm stammen. Auf diese Art und Weise würde die neue, regenerierte Chorda von einem anderen Keimblatt herstammen als die ursprüngliche alte. Doch kann man dem nicht so ohne weiteres zustimmen. Beim Frosch-Embryo bildet sich die Chorda aus Gewebe, das in kontinuirlichem Zusammenhange mit dem Mesoderm steht, und von vielen Forschern auch direkt als Mesoderm angesprochen wird. Auf jeden Fall ist es aber im Lichte der neueren Forschungen sehr wahrscheinlich, daß Chorda und Chordascheide ganz genau denselben Ursprung haben.

Es ist bekannt, daß der Schwanz der Eidechse im allgemeinen in einer ganz bestimmten Gegend nahe der Basis abbricht, und daß sich diese Bruchsteile nicht zwischen zwei Wirbeln, sondern in der Mitte eines Wirbels befindet, bei gewissen Spezies in der Mitte des siebenten Caudalwirbels. Die Wirbel sind an ihren beiden Enden dicker als in der Mitte, auch werden sie noch durch die Intervertebralscheiben fest miteinander verkittet. Daher sind die mittleren Querschnitte der Schwanzwirbel die am wenigsten widerstandsfähigen Glieder der Kette, d. h. diejenige Stelle, an der die Wirbelsäule durch Kontraktion der Schwanzmuskeln am leichtesten zerbrochen werden kann.[2]) Fraisse und andere glauben direkt, daß diese Anordnung als eine Anpassung an das leichte Abbrechen des Schwanzes zustande gekommen ist.

Der neu regenerierte Schwanz besteht nicht aus einer Reihe von neuen Wirbeln wie der neue Schwanz der Urodelen, sondern an Stelle dessen aus einem Knorpelrohr, welches sich an die proximale Hälfte des zerbrochenen siebenten Schwanzwirbels ansetzt.

Die Regeneration des neuen Gewebes bei der Neubildung des Eidechsenschwanzes geht im einzelnen in folgender Weise vor sich:

Über der Wundfläche bildet sich ein Schorf, der zum Teil aus Blutgerinnsel, zum Teil aus Zelldetritus besteht. Im Laufe einer Woche fällt dieses nekrotische Gewebe ab. Eine dünne Ektodermlage bedeckt nunmehr das Ende des Schwanzes. Das neue Ektoderm stammt augenscheinlich von dem alten her, doch ist die Art seiner Entstehung noch nicht untersucht worden. Die tieferen Lagen der Eidechsenhaut bestehen aus mesodermalem Bindegewebe. In dem Regenerat entsteht diese Bindegewebeschicht aus dem Bindegewebe des alten Stückes. Das Gewebe, welches das Knorpelrohr des neuen Schwanzes bildet, ent-

---

[1]) Das scheint für die Urodelen zu stimmen, ob es aber auch für die Anuren gilt, hängt davon ab, was man unter Entoderm versteht, wie ich das in meinem Buche »Über die Entwicklung des Froscheies« auseinander gesetzt habe.

[2]) Der Grund, warum der Wirbel in der Mitte abbricht, liegt wahrscheinlich auch darin, daß die Schwanzmuskeln dort ansetzen und nicht zwischen den Wirbeln.

wickelt sich aus dem Periost des zerbrochenen Wirbels. Die alten Chordareste, die sich etwa noch in dem Körper des zerbrochenen Wirbels befinden sollten, haben mit der Entstehung des Knorpelrohres nicht das Geringste zu tun. Auch darf man nicht etwa denken, daß das Regenerat morphologisch vielleicht einer Chorda entspräche. Es ist durchaus ein Gebilde *sui generis.* In späteren Stadien ossifizieren einige Partien dieses Rohres, jedoch in zu mangelhafter Weise, als daß man von Wirbeln sprechen könnte. Von der Wundfläche des Rückenmarks aus wächst ein zweites röhrenförmiges Gebilde in das Knorpelrohr hinein, dieses besteht nach Fraisses Untersuchungen bei einigen Formen indessen nur aus Zellen, die von dem den Zentralkanal auskleidenden Epithel stammen. Bei anderen Formen beteiligen sich möglicherweise auch echte Nervenzellen des Rückenmarkes an der Bildung dieses Auswuchses. Es werden dann feine Fäden, wie Nervenfasern, gebildet, die indessen keinerlei Nebenäste in die umgebenden Gewebe senden. Nur bei *Anguis fragilis* hat man einige wenige Ganglienzellen in dem neuen Nervenrohr gefunden. Nach Fraisses Untersuchungen ist es sehr wahrscheinlich, daß dieses Gewebe morphologisch zwar einem Rückenmark entspricht, physiologisch aber bei keinem dieser Reptilien in Funktion tritt.

Die neuen Muskeln entwickeln sich aus den alten und zwar nach Fraisse aus den sogenannten »Spindelfasern«, die sich von den Primitivbündeln der Muskeln abspalten. Von diesen Fasern soll sowohl normalerweise die physiologische Regeneration der Muskeln als auch nach Verletzung die pathologische ausgehen. Aus den Spindelfasern bilden sich die neuen Muskelfasern auf genau dieselbe Weise wie bei der Muskelbildung des Embryos.

Fraisse faßt die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Regeneration folgendermaßen zusammen:

1. Sowohl bei Amphibien wie bei Reptilien können verletzte Gewebe immer nur gleiche Gewebe erzeugen. Die Leucocyten haben nur die Funktion der Ernährung und der Fortschaffung der zugrunde gegangenen Gewebsteile. Sie können niemals ein Teil von festem Gewebe werden, weder von Bindegewebe noch von irgend einem anderen.

2. Alle Gewebe sind fähig, sich selbst zu regeneriern, entweder direkt aus ihren bereits differenzierten Elementen oder aus ihrer Matrix. Als Matrix der Epidermis muß man das *rete Malpighi* ansehen. Beim Zentralnervensystem kommt diese Rolle dem Epithel des Zentralkanals zu und bei der Muskulatur den Spindelfasern.

Fraisse hat ferner folgende allgemeine Regeln formuliert:

1. Die Regeneration ist weder eine reine Rekapitulation der Ontogenese noch der Phylogenese. Der ganze Ablauf der Regeneration ist vielmehr erworben und durch Vererbung fixiert. Hand in Hand da-

mit gehen oft noch komplizierte spezielle Anpassungen der Gewebe, die den allgemeinen Korrelationsgesetzen unterworfen sind. 2. Wir können die Regeneration weder als Reaktion auf den Wundreiz, noch auf die erhöhte Nahrungszufuhr, noch auf die Wegschaffung von Wachstumshindernissen auffassen. Die im ersten Paragraphen ausgesprochenen Thesen scheinen mir die bedeutungsvollsten zu sein.

Barfurth hat die Einzelheiten der Regeneration des Schwanzes bei einigen Amphibien studiert. Seine Untersuchungen gehen zwar in den allgemeinen Schlüssen nicht so in die Tiefe wie die von Fraisse, geben uns dagegen eine sehr detaillierte Beschreibung über den Ursprung der neuen Gewebe. Barfurths Befunde bei Triton und Siredon unterscheiden sich nicht sehr wesentlich von denen von Fraisse. Bei der Kaulquappe fand Barfurth, daß die neue Chorda von der Scheide der alten Chorda aus regeneriert. Auch bei den larvalen Urodelen bildet sich die neue Chorda genau in derselben Weise wie bei den Kaulquappen und nicht ausschließlich von der Skelettscheide, wie Fraisse behauptet. Bei sehr jungen Larven von Siredon entstehen die Zellen der neuen Chorda anscheinend direkt durch Teilung der Zellen der alten. Bei älteren Larven, bei welchen sich bereits Skelettgewebe rings um die Chorda gebildet hat, findet die Regeneration sowohl von diesem Gewebe als auch von der Chordascheide aus statt. Er schließt daraus also, daß bei der Regeneration der neuen Chorda, übrigens auch bei der des Skelettes, die Herkunft der neuen Zellen davon abhängt, in welchem Entwicklungsstadium sich das Stützgewebe zurzeit befindet.

Was die Regeneration der Muskeln angeht, kommt Barfurth zu folgenden Schlüssen:

1. Bei jungen Larven von Siredon sind die durch die Regeneration innerhalb der alten Muskeln hervorgerufenen Veränderungen nur geringfügig. Die Regeneration findet hauptsächlich durch Wachstum und Verlängerung der alten Muskeln statt. Zugleich bilden sich außerdem terminal und seitlich knospenähnliche Bildungen an den Muskelfasern. Diese enthalten Kerne und bilden Sarkoblasten. Die letzteren wandern dann in das Regenerat hinein und bilden dort neue Muskelfasern, und zwar auf demselben Wege, wie es die entsprechenden Zellen beim Embryo tun. Bei älteren Froschlarven und überhaupt bei reifen Tieren sind diese Veränderungen viel komplizierter. Man kann zwei distinkte Vorgänge unterscheiden, erstens degenerative und zweitens regenerative. Man findet erstens in den Grenzgebieten Bruchstücke von Muskeln und isolierte Muskelfibrillen. Dann wandern Leucocyten und Riesenzellen ein, die Kerne der degenerierten Muskelfasern atrophieren, das Sarcolem geht zugrunde. Zweitens spalten sich die alten Muskelfasern längs und bilden Spindelfasern, zur selben Zeit vermehren sich die Kerne. Es bilden sich sarkoblastähnliche Auswüchse der alten Muskel-

fasern, aus diesen wieder entstehen echte Sarkoblasten, welche schließlich neue Muskelfasern bilden.

Barfurth stimmt mit Fraisse in zwei Hauptpunkten überein, nämlich daß alle Gewebe des Schwanzes durchweg gleiches Regenerationsvermögen haben und daß jedes Gewebe nur gleiches zu erzeugen vermag. Das Gesetz, welches Kölliker seiner Zeit aufgestellt hat, daß die Elemente eines differenzierten Gewebes die Fähigkeit, andere Arten von Geweben zu produzieren, verloren haben — das Gesetz von der Spezifität der Gewebe —, wird also durch die Resultate von Fraisse und Barfurth von neuem bestätigt. Dagegen widersprechen ihm die Befunde beim Regenwurm, wie wir oben gesehen haben, und auch einige Befunde bei Amphibien, wie z. B. die Regeneration der Linse.

Spallanzani[1]) war der erste, der die Regeneration abgeschnittener Gliedmaßen beim Salamander studierte. Bereits dieser Forscher konnte konstatieren, daß das Skelett des Regenerats völlig das eines normalen Beines ist. Bonnet, Philippeaux[2]) und einige andere Forscher haben die Vorgänge bei der Regeneration des Tritonbeines gleichfalls untersucht. Götte (1879) hat die embryonale und regenerative Entwicklung der Triton-Extremitäten besonders mit Rücksicht auf die Entstehung der Knochen zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht. Er fand, daß sich das Skelett bei der Regeneration auf genau demselben Wege bildet wie bei der Embryonal-Entwicklung. Nach ihm ist die Regeneration des Beines einfach eine Wiederholung seiner Ontogenese. Dies trifft besonders bei der Regeneration der Gliedmaßen ganz junger Larven zu, während bei älteren Larven der Regenerationsverlauf sich immer mehr von dem embryonalen Entwicklungstypus entfernt. Wenn die Extremität mittels eines Schnittes durch den Arm oder durch den Oberschenkel abgeschnitten wird, so entwickelt sich zuerst neues Gewebe über dem Schnittende. Wenn die Larve nun ganz jung ist, sodaß die Knorpelbildung in dem Bein noch nicht sehr weit gegangen ist, so unterscheidet sich das neue Gewebe sehr wenig von dem alten. Wenn aber einem älteren Individuum das Bein amputiert wird, so ist der Unterschied zwischen dem Regenerat und dem alten Gewebe schon ein ganz beträchtlicher. Und wenn gar erst die Knochen des Beines schon vollständig ossifiziert sind, dann ist der Unterschied zwischen dem alten Stück und dem Regenerat im Anfang ein überaus großer. Dasjenige neue Gewebe, aus welchem sich der Knorpel des neuen Beines bilden soll, erscheint zuerst als eine Kappe über der Schnittfläche des alten Knochens. Götte macht keinerlei Andeutungen darüber, wie und woher sich der neue Knorpel im einzelnen bildet.

---

1) Prodrom, 1768.

2) Philippeaux, Comptes rendus de l'Académie des sciences de l'institut de France année 1866/67.

Indessen führen seine Angaben auf die Vermutung, daß er entweder aus dem alten Knorpel oder vielleicht auch aus dem Periost des alten Knochens herstammt. Daß diese Vermutung richtig ist, habe ich selbst bei der Präparation eines regenerierten Beines von *Plethodon cinereus* beobachten können; hier stammte in der Tat das neue Knorpelgewebe von dem Periost des alten Knochens her. Götte hat nachgewiesen, daß sich zuerst zwei distinkte lange Gewebszüge anlegen, welche ihrer größten Länge nach deutlich von einander getrennt sind. Aus ihnen bilden sich dann die zwei Knochen des Unterschenkels oder Unterarmes, je nachdem, welche Extremität abgeschnitten ist. Der Stummel des Femurs bzw. des Humerus vervollständigt sich durch eine kurze knorplige Anlage, welche zuerst mit den beiden eben beschriebenen Gewebszügen in kontinuierlicher Verbindung steht. Die beiden distalen Enden dieser Gewebszüge zerfallen in eine Reihe von Stücken, welche die Tarsalia oder Carpalia und die Finger bilden. Zuerst werden immer nur zwei Finger angelegt, die übrigen entstehen als seitliche Auswüchse des einen der beiden eben beschriebenen Gewebszüge. Sehr interessant ist, daß die neuen Knorpel zum größten Teil aus einem oder vielmehr zwei primär kontinuirlichen Gewebszügen entstehen, die erst sekundär in einzelne angemessen große Stücke zerfallen, aus denen sich dann die einzelnen Elemente der neuen Extremität bilden.

Die Regeneration der Extremitätenmuskeln eines erwachsenen Tieres, Plethodon, ist letzthin von Towle ausführlich untersucht worden. Das Bein wurde in der Mitte des Unterschenkels abgeschnitten. In sämtlichen Muskeln, durch welche der Schnitt gegangen war, machten sich zum Teil recht erhebliche Umwälzungen geltend. Die alten Fasern degenerierten, wenigstens in ihren distalen Partien, die in der Nähe des Schnittes lagen, während die Zahl der Kerne sich stark vermehrte. Die Teilung der Kerne schien eine amitotische zu sein. Nach der Teilung organisierte jeder derselben um sich herum einen bestimmten Bezirk der alten Muskelsubstanz. Von diesen so gebildeten neuen Zellen aus bildeten sich die Muskeln des Regenerats. Weiter proximal war die Degeneration der Muskelfasern eine geringere, und noch weiter von der Wunde entfernt blieben die alten Fasern wenigstens zum Teil intakt. Auch innerhalb der alten Muskeln, soweit sie nicht degeneriert waren, wurden neue Muskelfasern gebildet, namentlich in der Nachbarschaft der Amputationswunde.

Bei anderen Vertebraten ist der Regenerationsverlauf nicht so in extenso und vor allem nicht so im Zusammenhange wie bei den eben beschriebenen Fällen studiert worden, wenn auch die Regeneration der einzelnen Gewebe oder Organe häufig zum Gegenstande eingehender Forschung gemacht worden ist. Alle Autoren sind sich indessen darüber einig, daß immer nur Gleiches aus Gleichem entsteht.

Die feineren Veränderungen, welche bei der Regeneration der Süßwasserplanarien stattfinden, sind von einer Anzahl jüngerer Gelehrter studiert worden; Stevens, Bardeen, Thacher, Curtis, Lillie und Schultz. Trotzdem dieses Untersuchungsgebiet nun gerade nicht zu den allereinfachsten gehört, so ist doch schon über einige Hauptpunkte wenigstens hinreichende Klarheit erzielt worden. Ich werde mich im folgenden im allgemeinen an die Resultate von M. Stevens halten, welche mir am besten bekannt sind.

Die Planarien besitzen ein kompaktes Grundgewebe — das Parenchym — welches die Zwischenräume zwischen den einzelnen Organen vollständig ausfüllt, und aus dessen Zellen bei der Regeneration die neuen Organe aufgebaut werden. Indessen weiß man noch nicht, ob diese Zellen auch schon im indifferenten Zustand voneinander verschieden sind, bzw. welche speziellen Zellen bei der Regeneration eine Rolle spielen. Es ist festgestellt, daß die neuen Muskeln, das neue Nervensystem, der neue Darm (wenigstens wahrscheinlich), und die neuen Reproduktionsorgane alle aus diesen Parenchymzellen gebildet werden, aber ob es im Parenchym verschiedene Arten von Zellen für jedes dieser einzelnen Organe gibt, oder ob dieselbe Art von Parenchymzellen alle diese verschiedenen Gebilde zu produzieren vermag, darüber sind wir bis jetzt noch völlig im unklaren. Da aber äußerlich betrachtet, die Parenchymzellen alle vollkommen gleich sind, so ist es a priori recht unwahrscheinlich, daß irgendein spezifischer Unterschied zwischen ihnen besteht.

Betrachten wir nun einmal die regenerativen Veränderungen bei *Pl. maculata*, welche an einem Stück einsetzen, das durch zwei Querschnitte dicht zwischen dem Pharynx und den Augen herausgeschnitten ist. Zuerst werden die Schnittränder an beiden Wundflächen durch Muskelkontraktion gegeneinander gepreßt und in dieser Stellung fixiert, so daß die Wunde ganz oder doch beinahe geschlossen wird. In dieser Lage bleiben die Wundränder etwa 12 Stunden lang kontrahiert. Wenn dann die Muskeln erschlaffen und die Schnittränder wieder klaffen, bleibt eine dünne Schicht Ektodermzellen, die sich inzwischen gebildet hatten, über der Wundfläche zurück. Hinter dieser Zellschicht sammeln sich nun Parenchymzellen in großer Zahl an und bilden an jedem Schnittende eine weiße Regenerationsknospe. Die Zahl der mitotischen Teilungen, die man in den Parenchymzellen von *Planaria maculata* übrigens fast immer findet, nimmt während dieser Phase der Regeneration beträchtlich zu. Die meisten Teilungsfiguren sehen wir natürlich in dem neuen Parenchym und in dem dicht dahinter liegenden Gewebe. Doch vergrößert sich die Regenerationsknospe auch durch direktes Auswandern von Parenchymzellen nach den Schnittenden hin, was man zu dieser Zeit deutlich sehen kann. Zu keiner Zeit finden sich Mitosen im Ektoderm, so daß Bardeen annimmt, daß dieses Ge-

webe sich durch direkte Teilung seiner Zellen vermehre. Das könnte ja der Fall sein, aber man kann auch eine andere Hypothese nicht von der Hand weisen, daß nämlich Parenchymzellen auch nach der Oberfläche zu wandern und dort dem Ektoderm einverleibt werden. Die neuen Nerven werden von Parenchymzellen gebildet, welche sich direkt vor den Schnittenden der alten Nerven in Reihen anordnen. Zur selben Zeit findet eine Anhäufung von Parenchymzellen in einer abgegrenzten Zone ganz vorn im Regenerat statt, aus welchem das Gehirn sich bildet.

Eine ähnliche Anhäufung von Parenchymzellen findet auch am hinteren Ende des Stückes auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe statt. Es ist dies die erste Anlage des neuen Pharynx. Es entsteht dann ein kleiner zirkulärer Spalt in dieser Zellmasse, die erste Andeutung der Schlundtasche. In diese sich rasch vergrößernde Höhlung sproßt dann von der vorderen Wand her eine kompakte Zellmasse — die zukünftige Proboscis. In dieser bildet sich bald darauf ein nach beiden Seiten offenes Rohr, dessen eines Ende mit dem Darmkanal kommuniziert, während das andere am freien Ende der Proboscis in die Pharyngealtasche mündet. Die Verbindung dieser letzteren mit der Außenwelt wird dann später durch eine ventrale Ektodermeinstülpung bewerkstelligt.

Der entodermale Teil der neuen Magendarmanlage stammt wahrscheinlich von Zellen her, die im alten Gewebe der Wand der Dendriden dicht anlagen und die nunmehr in die Darmwand einwandern. Eine genaue Bestätigung dieser Befunde steht allerdings noch aus, doch sind Mitosen in den eigentlichen Entodermzellen niemals beobachtet worden. Ferner entstehen sicher noch die neuen Muskeln, Geschlechts- und Exkretionsorgane sowie die Augen aus den Parenchymzellen.

Bei einer anderen Spezies aus der Familie der Planariiden, *Pl. lugubris*, sind die alten Parenchymzellen offenbar weniger am Aufbau des Regenerates beteiligt, dagegen findet eine reichliche Bildung neuen Gewebes an den Schnittenden statt. Mitosen in den Parenchymzellen findet man hier nur in der nächsten Nachbarschaft der Wunde und in den neu entstandenen Zellen des Regenerates. Eine Einwanderung von Parenchymzellen in das Regenerat wie bei *Pl. maculata* findet dagegen nicht statt.

Die Stelle, wo der neue Pharynx sich bilden soll, wird wohl nicht, wie Bardeen zuerst meinte, durch die Anwesenheit des unpaarigen Darmes bestimmt; denn bei solchen Stücken, die hinter, nicht vor dem Pharynx abgeschnitten wurden, beginnt die Neubildung des Pharynx noch bevor die beiden paarigen Darmäste sich vereinigt haben (Thacher und Stevens). Immerhin hält es Lillie für wahrscheinlich, daß die spätere Entwicklung des Pharynx von seiten des schon vorhandenen Darmsystems in dieser oder jener Weise beeinflußt wird. Dagegen ist die

Anwesenheit von nervösem Gewebe nicht nötig, um die Regeneration von neuen Nerven anzuregen. So können Stücke von *Pl. lugubris*, die seitlich von dem alten Nerven herausgeschnitten wurden, anstandslos regenerien.

Lillie hat gefunden, daß bei *Dendrocoelum lacteum*, einer anderen Süßwasserplanarie, nur eine verhältnismäßig kleine Zone des Vorderkörpers imstande ist, einen neuen Kopf zu regenerieren. Führt man einen Schnitt durch den Körper des Tieres kaudal von dieser Zone, so unterbleibt die Regeneration des Kopfes. Schultz behauptet zwar, daß dieses Ausbleiben der Regeneration kein konstantes sei, sondern nur dann erfolge, wenn die Muskeln der beiden Seiten sich vorn vereinigten und dadurch weiteres Regenerationsgeschehen hemmten. Ich halte diese Ausführungen indessen für unzutreffend. Wir wissen ja seit langer Zeit, daß bei den marinen Polycladen die Regeneration überhaupt sehr unvollständig ist[1]) oder sogar ganz unterbleibt; wenigstens soweit es die Bildung eines neuen Kopfes betrifft. Das hintere Ende scheint größere regenerative Potenzen zu besitzen. Bei einer Spezies, welche regeneriert, hat Schultz gefunden, daß diejenigen Zellen, aus welchen sich das neue Nervensystem bildet, vom Ektoderm herstammen und nicht von den Parenchymzellen, wie das bei den Süßwasserplanarien der Fall ist.

Die feineren histologischen Veränderungen bei Tieren, welche durch Morpholaxis regenerieren, sind erst ganz kürzlich genau untersucht worden. Bickford hat behauptet, daß bei Tubularia das alte, bereits differenzierte Gewebe zum Aufbau des neuen Gewebes direkt verwendet wird und Driesch hat diese Beobachtung bestätigt. Stevens hat die histologischen Vorgänge bei der Morpholaxis mittels Serienschnitten näher untersucht. Sie fand sowohl im Ektoderm wie im Entoderm zahlreiche Mitosen, am meisten allerdings im Ektoderm. Ob alle ektodermalen Zellen sich teilen oder nur ein großer Teil, ist sehr schwer, eigentlich sogar unmöglich zu konstatieren. Aber wie dem auch sei, das gesamte Gewebe des alten Teiles geht direkt in der Bildung des neuen Hydranten auf.

Die histologischen Veränderungen, welche bei Hydra vor sich gehen, sind jüngst in meinem Laboratorium durch Rowley untersucht worden. Diese fand eine beschränkte Anzahl von Teilungsfiguren im alten Gewebe, speziell im Ektoderm. Doch ist der Zellteilungsprozeß nicht sonderlich lebhaft, so daß sehr wahrscheinlicherweise eine Menge von alten Zellen ohne vorhergehende Teilung direkt in das Regenerat übergeht.

Eines der am meisten Aufsehen erregenden Experimente Trembleys war das, wo eine Hydra ganz umgekrempelt wurde (Fig. 1, *A*, *B*), so

---

[1]) Monti, 1900.

daß das Ektoderm die innere Höhlung auskleidete, während das Entoderm die Außenwand bedeckte. Die Tentakel wurden nicht mit umgestülpt, sondern blieben im Munde des umgekrempelten Tieres stecken. Infolgedessen sahen ihre inneren Öffnungen, die sogenannten Achselhöhlen, nach außen. Um nun das Tier daran zu verhindern, sich wieder zurückzudrehen, was es sofort versucht, steckte Trembley eine feine Borste quer durch den Körper hindurch. Da er nun die Hydren am nächsten Tage noch an den Borsten feststeckend fand, glaubte er, daß sich die äußere Zellage (das Ektoderm) zum Entoderm und das Entoderm zum Ektoderm mit all seinen charakteristischen Eigenschaften umgewandelt hatte.[1]) Dies Experiment schien zu lehren, daß die beiden Zellagen ihre spezifischen Charaktere verändern und nach Belieben miteinander vertauscht werden könnten. Niemand wagte diese Tatsache anzuzweifeln, bis Nußbaum 1887 das Experiment wiederholte und zeigte, daß Trembley einen wichtigen Umstand übersehen hatte. Er fand, daß die durch den Körper des Tieres gesteckte Borste die Rückdrehung der Hydra in ihre ursprüngliche Lage zwar verzögerte, aber auf die Dauer nicht zu hindern vermochte. Wenn man die Wiederumkehrung auf andere Weise definitiv verhindert, so stirbt das Tier. Nußbaum hat auch gezeigt, wie das Tier sich zurückdrehen kann, ohne daß die Borste entfernt wird. Zuerst beginnt der Fuß sich zurückzudrehen, und zwar indem er sich in die Leibeshöhle einstülpt. Sobald er in die Höhe der Borste gelangt ist, geht er einfach an dieser auf der einen Seite vorbei. Dann wandert er weiter, bis er den Mund erreicht und zieht dann den Rest des Tieres hinter sich.[2]) Der letzte Akt der Umdrehung kann natürlich nur dadurch ermöglicht werden, daß die Borste an einer oder an beiden Seiten herausgezogen wird, letzteres geschieht denn auch sehr oft. Die Borste kann aber sehr wohl in der einen Seite der Körperwand stecken bleiben, und manchmal, wenn der Körper beim Zusammenziehen wieder auf die Borste heraufgeschnellt ist, sieht es aus, als wäre die Borste gar nicht herausgezogen worden. Die Umdrehung geht in der Regel sehr langsam vor sich, so daß der ganze Vorgang infolgedessen von Trembley übersehen wurde, der seine Schlüsse vielleicht etwas voreilig auf die Anwesenheit der Borste baute, die noch in dem Tier steckte.

Die Art und Weise, wie die Rückdrehung der beiden Blätter sich vollzieht, geht aus Nußbaums erster Arbeit nicht ganz klar hervor. Doch scheint er an einigen Stellen andeuten zu wollen, daß das Ektoderm sich gegen das Entoderm verschiebt, und nicht, daß sich beide

[1]) Allerdings waren die Tentakel wieder in ihrer normalen Position, und Trembley und seine Nachfolger haben sich merkwürdigerweise nie Gedanken darüber gemacht, wie das zustande gekommen ist.

[2]) Oft geht der Fuß auch statt durch den Mund an der einen Seite des Schlitzes hindurch, welcher durch das Einstecken der Borste entstanden ist.

Blätter gegeneinander verschieben. Ishikawa hat die Frage später nachgeprüft und gibt eine ganz klare Beschreibung des Umdrehungsmodus, der wir gefolgt sind. Nußbaum hat in einer späteren Arbeit ausgeführt, daß er im wesentlichen dasselbe habe sagen wollen.

Alles in allem kann es also als feststehend betrachtet werden, daß eine Umwandlung von Ektoderm in Entoderm und umgekehrt, bei Hydra nicht stattfinden kann. Ishikawa hat dann ferner das Entoderm von einem Stück einer Hydra entfernt, indem er das Stück umkrempelte und dann die innere Zellschicht mittels einer schwachen Säure, die er mit einer Bürste auftrug, abtötete. Doch konnten so behandelte Stücke kein neues Ektoderm regenerieren.

In letzter Zeit hat Tower ein sehr interessantes Experiment ausgeführt. Eine lebende Hydra wurde in das helle Licht einer Bogenlampe von 52 Volt Spannung und 12 Ampère Stromstärke gebracht, und zwar so, daß die Strahlen auf das Tier fokussiert wurden, nachdem sie zwecks Abkühlung ein Alaunwasserbad passiert hatten. Er fand, daß dann die Ektodermzellen abgestoßen wurden und daß das Tier, wenn es dann aus diesem Licht genommen ward, sein Ektoderm regenerieren kann. Ob freilich in diesem Falle das gesamte Ektoderm zugrunde geht, oder nur die großen Neuromuskularzellen, konnte nicht festgestellt werden.

Bei den Ascidien kann der Prozeß der Regeneration durch einen außerordentlich weitgehenden Rückbildungsprozeß aller Gewebe eingeleitet werden, wie das schon weiter oben erwähnt worden ist. Driesch hat nun gefunden, daß bei einer Ascidie, *Clavellina lepadiformis*, alle Stadien zwischen der gewöhnlichen Regeneration und der Regeneration mit vorangehender Degeneration sämtlicher Gewebe vorkommen. Schneidet man das distale Ende dieser Ascidie ab, welches den Kiemenkorb, den Ein- und Ausströmungssyphon und das Gehirn enthält, so tritt in manchen Fällen direkt Regeneration über den Schnittenden ein, ohne daß die Gewebe des Kiemenkorbes irgendwelche erhebliche Veränderungen erleiden. Der Kiemenkorb bleibt vielmehr während des ganzen Prozesses völlig in Ruhe. In anderen Fällen degeneriert dagegen der Kiemenkorb wenigstens zum Teil und stellt sich nach Beendigung des Regenerationsprozesses der basalen Schnittfläche wieder im früheren Umfang her. In noch anderen Fällen geht der Kiemenkorb vollkommen zugrunde und es erfolgt sehr geringe oder gar keine Regeneration an den basalen Enden. Es bleibt eine mehr oder weniger amorphe Masse von Zellen zurück, aus welchen sich dann eine ganz neue Ascidie in kleinerem Maßstabe bildet. Die histologischen Veränderungen, welche in diesem Falle stattfinden, sind noch vollständig unerforscht. Driesch hat einige wenige mikroskopische Präparate gemacht, die ihm gezeigt haben, daß das Innere der degenerierten Stücke mit einer detritusähnlichen Masse gefüllt ist. Indessen hat Caullery schon früher die histologischen Veränderungen, welche

bei der jährlichen physiologischen Degeneration stattfinden, beschrieben, denen dann im Frühjahr eine ganz ähnliche Regeneration folgt. Seine Resultate scheinen zu beweisen, daß die alten Organe restlos zugrunde gehen. Bis jetzt ist es leider noch nicht möglich gewesen, das Schicksal der verschiedenen Gewebe während der Degenerationsperiode im einzelnen zu verfolgen, und ebensowenig wissen wir, woher die neuen Zellen stammen, aus welchen die neuen Organe entstehen.

Eine der überraschendsten Entdeckungen der letzten Zeit auf unserem Gebiete ist die Regeneration der Triton- und Salamanderlinse. Collucci hatte bereits (1885 und 1891) entdeckt,[1]) daß, wenn das Auge eines Tritons zum Teil entfernt wird, sich aus dem Stück, welches zurückbleibt, ein neues Auge entwickelt, und daß sich die neue Linse aus dem Umschlagsrand der Iris bildet. Unabhängig davon hat Wolff wenige Jahre später, ohne die Arbeiten Colluccis zu kennen, ebenfalls gefunden, daß nach der Exstirpation der Linse bei Triton mittels der gewöhnlichen Staaroperation sich eine neue Linse vom Umschlagsrand der alten Iris bildete. Wolff hat besonders großes Gewicht auf die theoretische Bedeutung dieses Falles gelegt. Das Experiment ist von einer Reihe neuerer Forscher wiederholt und allseitig bestätigt worden, so daß an der Richtigkeit des Befundes nicht zu zweifeln ist.

Nach der Entfernung der alten Linse heilt die Wunde in der Cornea rasch zu. Zwei oder drei Wochen später findet man an einer Stelle am oberen Rande der Iris eine Verdickung (Fig. 71, *A*). Die Zellen, aus welchen diese Verdickung besteht, sind die gewöhnlichen tief pigmentierten Zellen der Iris, dort wo das äußere Blatt in das innere übergeht. Die Zellen nehmen an Zahl zu und bilden einen kugligen Zapfen, welcher in den Raum hineinhängt, der vorher von der Linse eingenommen worden war (Fig, 71, *E*). Die Zellen werden nun heller, indem ihr Pigment resorbiert wird, und schließlich ordnen sie sich in konzentrischen Schichten an, wie bei der normalen Linse. Sobald die neue Linse vollständig fertig ist, schnürt sie sich vom Muttergewebe ab und liegt nun an der normalen Stelle.

Das Überraschendste an dieser Entdeckung ist, daß die neue Linse aus Material entsteht, aus welchem die Augenlinse sich niemals beim Embryo, weder bei diesem Tier noch überhaupt bei einem Vertebraten bildet. Beim Embryo bildet sich die Linse bekanntlich aus dem Ektoderm, das über die primäre Augenblase hinwegzieht und vereinigt sich nur sekundär mit dem Augenbecher, einer Ausstülpung des Zwischenhirns. Bei der Regeneration der Linse hat dagegen das das Auge bedeckende Ektoderm keinen Anteil an der Bildung der neuen Linse; —

---

[1]) Vor Collucci haben bereits Bonnet (1780) und (1784) Blumenbach dieselbe Tatsache gefunden, ohne indessen histologische Details zu geben.

dieses ist ja auch vom Auge durch die dicke innere mesodermale Schicht der Cornea getrennt. Die neue Linse entwickelt sich vielmehr, wie schon ausgeführt, aus dem bereits in einer ganz bestimmten Richtung differenzierten Epithel der Iris. Es ist dies ein Punkt von ganz außerordentlicher theoretischer Wichtigkeit, der hier ausdrücklich noch einmal

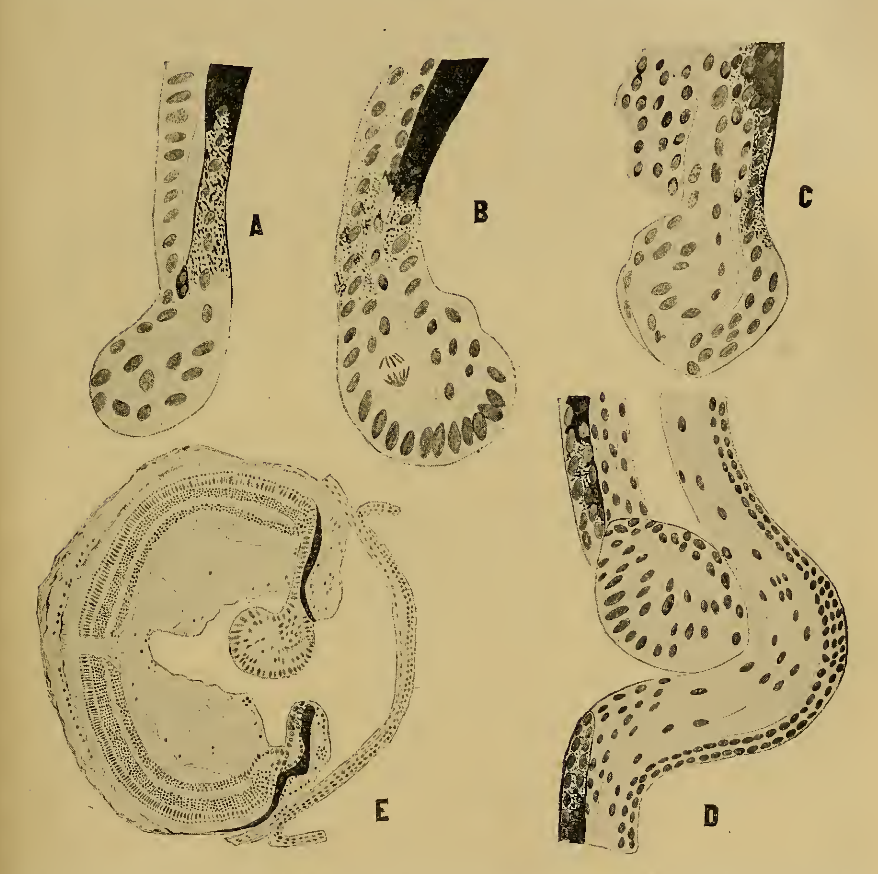


Fig. 71. Nach Wolff. Regeneration der Tritonlinse. *A* Irisrand im Beginn des Regenerationsprozesses. *B*, *C*, *D* weitere Stadien desselben. *E* nach Fischel. Das ganze Auge mit der regenerierten Linse.

betont werden soll, daß dieselben Zellen, welche die durchsichtige Linse zu bilden haben, ursprünglich von Iriszellen abstammen, welche zum Teil wenigstens mit tiefschwarzem Pigment gefüllt sind. Wenn dieses Pigment in den Zellen bleiben würde, so würde die neue Linse, obgleich ihrer inneren Struktur nach vollständig normal, doch unfähig sein, physiologisch zu funktionieren. Das Pigment verschwindet in-

dessen in dem Maße, wie die neue Linse heranwächst. In diesem Falle entwickelt sich also ein hoch spezialisiertes Organ, wie die Linse, aus einem anderen Gewebe, welches nach einer anderen Richtung ebenso hoch spezialisiert ist. Der Hinweis darauf, daß Linse und Iris beide Teile desselben Organes, des Auges, sind, kann das Problem nicht vereinfachen, da sie ja von ganz verschiedener embryonaler Herkunft und erst sekundär in Beziehungen zueinander getreten sind. Collucci hat die Bedeutung seiner Entdeckung nicht erkannt, er war zufrieden, daß sowohl die embryonale wie die regenerierte Linse vom Ektoderm abstammen, und daß der Befund daher mit der Keimblättertheorie in Harmonie stünde.

Wolff, der auf Grund einer vitalistischen Fragestellung an das Problem heranging, betont vor allen Dingen daß die neue Linse sich aus dem oberen Rande der Iris bildet. Das aber ist offenbar die günstigste Stelle der gesamten Iris für ihre Entstehung, da sie ja von dort durch ihr eigenes Gewicht direkt an die richtige Stelle fallen müsse. Wenn sich die Linse von irgendeinem anderen Punkte des Umschlagsrandes bilden würde, so würde sie dem Tiere wenig oder gar nichts helfen, da sie ja nicht an den richtigen Platz gebracht werden könnte.

In neuerer Zeit hat sich dann auch Fischel mit der Regeneration der Linse bei der Larve von *Salamandra maculata* beschäftigt. Er fand, daß die Cornea nach der Entfernung der Linse zuerst faltig wurde und kollabierte, während die Iris zum Teil durch die Corneawunde prolabierte. Mit der Heilung der Corneawunde nimmt auch die Iris ihre normale Lage wieder an. Die ersten Veränderungen betreffen mehr oder weniger den ganzen Umkreis des Umschlagsrandes der Iris, überall findet eine partielle Resorption von Pigment, eine Trennung des inneren und äußeren Blattes und eine Anschwellung der Randpartien statt. Diese Veränderungen nehmen an denjenigen Stellen, wo keine Linse gebildet werden soll, nur einen geringen Umfang an und gehen bald wieder zurück, während sie am oberen Rande der Iris immer mächtiger werden und so zur Bildung einer Linse an dieser Stelle führen. Bei Tieren, die im Dunkeln gehalten wurden, wurde gerade so gut eine neue Linse gebildet wie bei denen, die am Licht geblieben waren.

Fischel führte auch noch folgendes Experiment aus: Zur selben Zeit, wo er die Linse exstirpierte, zerstörte er auch einen Teil des oberen Irisrandes, um zu sehen, ob beim Fehlen dieses Teiles die Linse sich von anderen unverletzten Stellen des Irisrandes bilden würde. Die neue Linse bildete sich aber auch in diesem Falle noch vom oberen Rand der Iris und zwar von denjenigen Zellen, die bei der Operation verschont worden waren und nicht an einer anderen Stelle des Irisrandes. Dies schien zu zeigen, daß die Verletzung der Iris schon an und für sich den Reiz bildete, der die Bildung einer

Linse auslöste. Dieser Schluß ist durch eine Reihe anderer Experimente noch wahrscheinlicher gemacht worden. Fischel verletzte nämlich die Iris an verschiedenen Stellen, worauf sich an diesen Stellen neue Linsen bildeten. In manchen Fällen fand Fischel, daß sich eine oder mehrere Linsen zu bilden begannen, ohne daß die Iris mit Willen verletzt worden war. Es ist aber warscheinlich, daß bei der Entfernung der Linse doch hier und dort eine kleine Verletzung der Iris gesetzt worden war. Fischel entfernte, wie bereits gesagt, große Stücke des oberen Randes der Iris und fand, daß sich am Schnittrande allemal eine neue Linse bildete, selbst noch in der Gegend der Pars ciliaris. Ja, sogar wenn man die ganze obere Hälfte der Iris abtrug, konnten doch noch linsenähnliche Gebilde aus dem inneren, retinalen Blatte des zurückbleibenden unteren Iristeiles entstehen.

Wenn man, anstatt die Linse zu entfernen, sie aus ihrer normalen Lage verrückt, indem man solange auf die Cornea drückt, bis die Linse nach hinten in die Glaskörperflüssigkeit rutscht, so entwickelt sich vom Irisrande eine neue Linse, ganz als ob die alte Linse aus dem Auge entfernt worden wäre. Doch gelangt in diesem Falle die neu sich bildende Linse nie zur vollen Ausbildung. Es ist also nicht notwendig, die alte Linse gänzlich aus dem Auge zu entfernen, um Regenerationsgeschehen auszulösen, sondern es genügt hierzu schon die Entfernung aus der normalen Lage.

Was nun die Faktoren betrifft, welche bei der Entwicklung der neuen Linse mitwirken, so stimmt Fischel Wolffs erster Meinung bei, daß die Schwerkraft einen Anteil an dem schließlichen Resultat habe. Wolffs spätere Versuche zeigen jedoch, daß dies nicht der Fall ist; Wolff verletzte das Rückenmark eines Tritons und konnte so das Tier auf dem Rücken liegend halten bis die neue Linse sich zu entwickeln begann. Auch in diesem Falle bildet sich die Linse an dem morphologisch oberen Irisrande, das heißt an der Stelle, wo sie auch erscheint, wenn das Tier in seiner normalen Lage verbleibt. Die Schwerkraft ist also offenbar nicht nötig, um die Lokalisation der neuen Linsenanlage zu bestimmen. Fischel nimmt an, daß sowohl das Fehlen der alten Linse an ihrer normalen Stelle, als auch die Verletzung der Iris auslösende Faktoren bei der Linsenbildung sind. Reincke, der auch Tritonen in Rückenlage beobachtete, die er durch eine leichte Äthernarkose in dieser Lage fixierte, hat Wolffs Befunde voll bestätigt. Wolff entfernte die Linse auch in folgender Weise: er machte die Operation von der Mundhöhle aus und öffnete den Bulbus von hinten her. Er fand, daß auch in diesem Falle die neue Linse vom oberen Rande der Iris her regenerierte. Dieses Experiment beseitigt völlig jeden Zweifel darüber, ob nicht eventuell bei der ersten Operation durch die Corneawunde ektodermale Zellen oder Gewebsfetzen von der äußeren Schicht der Cornea ins Innere des Auges gebracht worden sind, von welchem

aus die neue Linse sich dann entwickelt hätte, denn im letzteren Falle bleibt ja die Cornea völlig intakt. Wolffs Deutung des Experimentes, daß die Linsenregeneration eine zweckmäßige Reaktion des Organismus auf die Verletzung ist, wird von Fischel scharf bekämpft; ihm scheint es vielmehr erwiesen zu sein, »daß der Organismus auf veränderte Verhältnisse immer nur in einer Richtung reagieren kann, deren Ziel bereits in seinen näheren, strukturellen Verhältnissen vorgezeichnet ist — ohne Rücksicht darauf, ob dieses Ziel zweckmäßig ist oder nicht, erfolgt die Antwort auf jeden gesetzten Reiz immer wieder in derselben, den einseitigen Fähigkeiten der Zellen entsprechenden Weise. Mit dieser Einförmigkeit der Reaktion kann prinzipiell eine ‚Zweckmäßigkeit' niemals verbunden sein — denn die uns zweckmäßig erscheinende Reaktion bei dem einen Komplex von (geänderten) Verhältnissen kann sofort unzweckmäßig bei einem anderen werden (oder richtiger: scheinen).«

Mir scheint es doch zweifelhaft, ob Fischel Wolffs Argumente damit wirklich entkräftet. Der Umstand, daß auch noch andere Faktoren am Zustandekommen dieser Regeneration beteiligt sind, ändert doch nichts an der positiven Tatsache, daß eben Faktoren vorhanden sind, die eine zweckmäßige nützliche Reaktion zuwege bringen. Daß das Ziel nicht immer vollständig erreicht wird, scheint mir kein ernsthafter Einwand zu sein; im Gegenteil, der Fall wird dadurch um so bemerkenswerter, als alle diese unvollständigen Versuche sich in Richtung einer nützlichen Reaktion hin vollziehen. Fischel faßt seine Schlüsse in folgende Worte zusammen: »Es ist daher nicht notwendig und mit den Tatsachen ganz unvereinbar, den Vorgang der Linsenneubildung irgendwie im teleologischen Sinne aufzufassen oder ihn gar als einen Beweis für die allgemeine Gültigkeit teleologischer Prinzipien anzusehen. Wie wir vielmehr schon früher gerade aus dieser Tatsache folgerten, so beweisen die zuletzt herangezogenen Beispiele noch besser, daß der Organismus ohne Rücksicht auf teleologische Momente immer nur in einer, seinen einseitigen Fähigkeiten entsprechenden Weise auf jede wie immer geartete Veränderung reagiert. Eine Planarie z. B. antwortet auf den Reiz hin mit einer neuen Kopfbildung, wenn sie auch schon einen oder mehrere Köpfe besitzt; eine Tubularie bildet auch am basalen Ende, wenn dieses vom Seewasser umspült wird, einen Kopf; eine Actinie liefert auch an einer Seitenwand einen Mund u. a. m.; so differenzieren sich auch die Zellen der Pars ciliaris und iridica retinae zu Linsenfasern: In blindem, jeder Rücksicht auf den Effekt für das Ganze barem Walten wird immer nur das Eine erzeugt, für welches eben die Bildungsbedingungen in den Zellen selbst vorhanden sind.«

Regeneration und Spezifität der Keimblätter.

Unsere Untersuchungen über den Ursprung der Gewebe und Organe des Regenerats haben uns gezeigt, daß in den meisten Fällen die Gewebe des Regenerats aus den gleichen Geweben des alten Teiles entstehen. In anderen Fällen, wie z. B. oft bei der Regeneration des Nervensystems, entstehen die neuen Gewebe doch wenigstens aus Geweben desselben embryonalen Keimblattes. Diese Tatsachen haben eine Anzahl von Autoren zu der Annahme verführt, die Gewebe und Organe des Regenerats müßten immer aus demselben Keimblatt entstehen, wie die entsprechenden Teile des Embryos. Sie nahmen an, daß sich aus dem Ektoderm immer nur Ektoderm bzw. diejenigen Gebilde, welche embryonal aus dem Ektoderm entstehen, bilden könnten, wie z. B. Nervensystem, Stomodaeum usw., aus dem Entoderm nur Entoderm oder Organe entodermalen Ursprungs und aus dem Mesoderm nur Mesoderm und seine Derivate. Diese Überzeugung hat sich so fest eingewurzelt, daß wir gar nicht selten Forscher finden, die ihre Untersuchungen damit abgeschlossen betrachten, wenn sie imstande gewesen sind, den Ursprung dieses oder jenes Organes bei der Regeneration auf dasselbe Keimblatt zurückzuführen, aus welchem es bei der embryonalen Bildung entstanden ist. Bevor wir uns daran machen, über die Berechtigung dieser Anschauungsweise zu entscheiden, wollen wir erst einmal kurz die Fundamente der sogenannten Keimblättertheorie selbst prüfen.

Der Ursprung dieser Theorie geht wenigstens bis zum Jahre 1759 zurück, wo C. A. Wolff nachwies, daß der Magendarmkanal des Hühnchens als ein flaches, blattähnliches Gebilde angelegt wird, welches sich nach und nach zu einer geschlossenen Röhre einrollt, und es als wahrscheinlich hinstellt, daß die anderen embryonalen Organe auf demselben Wege gebildet würden. Seine Ansichten fanden jedoch keinerlei Beachtung bei seinen Zeitgenossen und blieben unbekannt bis zum Jahre 1812, wo Meckel Wolffs Werk in deutscher Übersetzung herausgab. Im Jahre 1817 unterschied Pander bei dem jungen Embryo zwei Keimblätter, ein seröses und ein muköses, und behauptete, daß sich später noch ein drittes, das Gefäßblatt, zwischen den beiden anderen bildete. Im Jahre 1829 veröffentlichte von Baer sein berühmtes grundlegendes Werk über die Entwicklung des Hühnchens, in welchem er zwei primäre Keimblätter, das sogenannte animale und das vegetative Blatt beschrieb, von denen sich jedes nachträglich noch einmal in zwei Teile teilen sollte, so daß dann vier embryonale Keimblätter vorhanden wären. In den Jahren 1851—1855 gab Remak eine ausführlichere und präzisere Beschreibung der Keimblätter. Remak erkannte auch bereits die — wie wir heute sagen würden — prospektive Bedeutung der drei Keimblätter. Er wußte, daß aus dem innersten Blatt das

Epithel und die Drüsenzellen des Magendarmkanals entstehen, einschließlich des Epithels der großen Unterleibsdrüsen, welche ihr Sekret in den Magendarmkanal ergießen, daß sich aus dem äußersten Keimblatt das Integument, die Sinnesorgane und das Nervensystem entwickeln, während sich aus dem mittleren Keimblatt die Muskeln, das Blut und die Exkretionsorgane bilden. Mit der Bezeichnung »Keimblätter« wollte man in jener Zeit nichts anderes gesagt haben, als daß der Embryo sich aus verschiedenen Schichten von Zellen zusammensetze.

Im Jahre 1849 wies Huxley nach, daß eine Meduse aus zwei Blättern, einem inneren und einem äußeren bestünde, die wahrscheinlich dem von Baerschen serösen und mukösen Blatte beim Embryo equivalent wären. Diese Idee, daß die Keimblätter eines Embryo den Blättern eines erwachsenen Organismus homolog seien, bildet den Ausgangspunkt für die moderne Formulierung der Keimblättertheorie. In seinem Werk »Über die Entwicklung einer Anzahl niederer Tiere« brachte Kowalewsky den Nachweis, daß bei vielen niederen Formen ein zweiblättriges Stadium, die Gastrula, vorhanden ist, welche durch die Einstülpung der Wand der einschichtigen Blastula entsteht. Auf die Weise bilden sich zwei Keimblätter, ein äußeres und ein inneres, entsprechend dem Ektoderm und der Schleimhaut des Magendarmes oder dem Entoderm der höheren Tiere. Kowalewsky hat mit diesem Werke der modernen Embryologie für eine ganze Zeit die Wege gewiesen, der Sorte von Spekulationen aber, welche sich wenige Jahre später daran knüpften, hat er selbst nur sehr wenig Geschmack abgewinnen können. Kowalewskys Entdeckung, daß von Embryonen der verschiedensten Tierklassen ein Gastrulastadium durchgemacht wird, ist von allen Seiten bestätigt und erweitert worden. Auf dieser Basis wurde dann eine Reihe von Hypothesen aufgebaut, die weit über das Ziel hinausschossen, und die eine ganze Zeit lang die Aufmerksamkeit der Embryologen von weit wichtigeren Problemen abgezogen haben. Den extremsten Standpunkt unter allen nimmt Haeckel ein. Nach ihm soll das Gastrulastadium, das bei so vielen Gruppen der Metazoën vorkommt, einem ancestralen, erwachsenen, zweiblätterigen Tiere entsprechen der sogenannten Gastraea, von welcher alle höheren Formen abstammten. Das Auftreten der Gastrula während der embryonalen Entwicklung wird von diesem Forscher nur als eine Wiederholung der ancestralen Form gedeutet. Den beiden primären Blättern wird hiermit also eine historische Bedeutung zugesprochen. Bald[1]) machte sich nun unter den Embryologen das Bestreben geltend, auch die Entstehung des mittleren Keimblattes in ähnlicher Weise zu erklären, ein Bestreben, welches

[1]) The International Monthly Review, März 1901, bringt eine ausführliche Abhandlung von mir über die Gastraeatheorie vom historischen Standpunkt.

unter anderem zur Aufstellung der sogenannten Cölomtheorie geführt hat. Nach dieser Ansicht sollen die Körperhöhlen oder Cölome ursprünglich taschenähnliche Ausstülpungen des Digestivtractus eines ancestralen erwachsenen Tieres gewesen sein. Später sollen dann diese Cölomtaschen die Verbindung mit dem Darm aufgegeben haben, ihre Höhle wurde zur Körperhöhle und aus ihren Wandungen bildeten sich die mesodermalen Organe. Die Bildung von Taschen aus der Wand des Archenteron des Embryo, die bei der Entwicklung einer Reihe von Tieren beobachtet wurde, wurde nun als eine Wiederholung der ancestralen erwachsenen Form angesehen.

Vom einfachen Vergleich der Keimblätter der verschiedenen Formen bis zu dem Versuch, die Blätter bei den verschiedenen Tieren zu »homologisieren«, war natürlich nur ein Schritt. Diejenigen Keimblätter, welche historisch denselben Ursprung haben, oder welche sich auf demselben Wege beim Embryo bilden, oder aus welchem dieselben Organe entstehen, wurden »homolog« genannt. Da wir über die beiden ersten dieser Bedingungen im allgemeinen wenig oder gar nichts wissen, so wurde es als genügend angesehen, wenn es gelang, nachzuweisen, daß ähnliche Organe bei zwei Tieren aus einem Blatte entstehen, um die Blätter dieser zwei Formen ale »homologe« anzusprechen. Von da an wurde die Embryologie nur noch eine Suche nach Homologien. Die Erfolge dieser Übertreibung waren unentwickelbare Schwierigkeiten und unzählige Widersprüche, bis endlich eine Reaktion eintrat und die ganze Methode als unfruchtbar über Bord geworfen wurde. Das detaillierte Studium des Furchungsprozesses bei einer großen Anzahl von Formen hat vielleicht am meisten dazu beigetragen, die Sache zu klären und den Weg für eine gesündere Auffassung der Dinge zu ebnen. Man hat z. B. gefunden, daß die Furchung des Eies von Tieren aus der Klasse der Anneliden, Mollusken und Turbellarien außerordentlich ähnlich ist, so ähnlich, daß es kaum möglich erscheint, diese Ähnlichkeit auf einen bloßen Zufall zurückzuführen, besonders da der Typus der Furchung außerordentlich kompliziert ist. Die Entdeckung dieser Ähnlichkeiten führte zuerst zur Vergleichung und die Vergleichung natürlich zur Aufstellung von noch mehr Kriterien der Homologie, und dies führte wiederum zu so viel Widersprüchen und Verwicklungen, daß augenblicklich nicht zwei Autoren in ihrer Ansicht über das Kriterium einer Homologie einig sind.[1]) Lassen wir darum die ganze Homologiefrage bei Seite und richten wir unsere Aufmerksamkeit nur

---

[1]) Es soll hier betont werden, daß in Wahrheit eine ganze Menge von verschiedenen Sorten von Homologien vorhanden sein können: z. B. Homologien, die auf ähnlichen Ursprung der Blastomeren zurückzuführen sind, oder solche, die auf ihre Lage oder auf ihr Schicksal usw. gehen. Die Konfusion, die augenblicklich besteht, mag hauptsächlich darauf zurückzuführen sein, daß man versucht hat, Homologien, die sich nur auf gewisse Punkte erstreckt, bis ins kleinste Detail durchzuführen.

auf die rein äußere Ähnlichkeit so vieler Furchungsprozesse. Meiner Meinung nach haben wir sicherlich eine gewisse Berechtigung, die Erklärung dieser Ähnlichkeiten in einer Art von historischem Zusammenhange zu suchen. Wir können, selbstverständlich ohne weitere Diskussion über die Möglichkeit, daß dieses oder jenes Furchungsstadium etwa die Wiederholung eines ancestralen, erwachsenen Tieres sei, hinwegsetzen. So weit die Frage nach der Descendenz unser Problem überhaupt berührt, werden wir uns mit der Annahme, die immerhin einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit hat, begnügen, daß die fraglichen Klassen von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, dessen Ei sich in etwa derselben Weise entwickelte. Als rein formale Hypothese begegnet diese Ansicht keinen ernsthaften Schwierigkeiten, da sicherlich eine ununterbrochene Kette von Formen die gegenwärtig vorhandenen Tiere, mit denen die früher lebten, verbindet, und wir wohl annehmen können, daß dieselben Faktoren, die im Ei der Vorfahren walteten, auch im Ei ihrer Descendenten vorhanden sind. In dieser Formulierung ist weder irgendeine kausale Erkenntnis über die Art und Weise, wie sich die Eier entwickeln, enthalten, noch wird die Möglichkeit von neuen Veränderungen ausgeschlossen, welche dazu kommen und vollkommen den Typus der Furchung verändern können. Kurz, es wird nichts präjudiziert. Und das ist nötig, denn da wir ja mit historischen Möglichkeiten zu rechnen haben, so sind wir durchaus nicht sicher, ob sich derselbe Furchungstypus nicht doch in jeder Klasse ganz unabhängig gebildet hat.

Die andere Annahme, daß das Gastrulastadium ein ancestrales larvales Stadium repräsentiert, könnte man ja vielleicht als entfernte Möglichkeit gelten lassen. Indessen ist diese Erklärung für mich weit weniger befriedigend als die, welche die Ähnlichkeiten der Furchung mit der Annahme eines gemeinsamen Ursprungs erklärt. Ob die Gastrula wirklich jemals als erwachsene Form existiert hat, können wir in keiner Weise entscheiden, aber selbst, wenn dem so wäre, so ist damit noch lange nicht bewiesen, daß dieses erwachsene Tier sich über sich hinaus weiter entwickelt hat und so zum embryonalen Stadium von weiter entwickelten Formen geworden ist. Es muß also derjenige Teil der Keimblättertheorie, der sich auf diese Hypothese stützt, als ein reines Phantasiegebilde angesehen werden.

Aber selbst wenn man zugibt, daß hier ein historischer embryonaler Zusammenhang vorliegt,[1] so hat doch, wie eine Anzahl neuerer Arbeiten überzeugend nachgewiesen hat, dieser Zusammenhang nur eine sehr geringe wissenschaftliche Bedeutung für das Verständnis der embryonalen Entwicklung der Knospung und Regeneration. Am besten

---

[1] D. h. ein Zusammenhang, der nicht auf direkter Vererbung mittelst erwachsener Formen beruht.

kann man das bei der Bildung neuer Individuen durch Knospung erkennen. Als typisches Beispiel möge die Entwicklung einer neuen Ascidie einmal vom Ei her, ein anderes Mal durch Knospung dienen. Aus den Arbeiten von Kowalewsky, Della Valle, Seliger und van Benéden über den Knospungsprozeß bei Ascidien wissen wir, daß zwischen der Knospung und der embryonalen Entwicklung ganz erhebliche Unterschiede bestehen, und auch die allerneuesten Arbeiten von Hjort, Oka, Pizon, Salensky, Lefèvre und anderen haben unzweideutig ergeben, daß die Keimblättertheorie auf die Knospenbildung bei dieser Gruppe nicht anwendbar ist. Die Knospe legt sich als ein doppelwandiges Rohr an oder besser, als ein Rohr, in welchem ein anderes Rohr so steckt, daß zwischen beiden sich ein Zwischenraum befindet. Das äußere Rohr stammt in allen Fällen vom Ektoderm des Tieres ab, das innere Rohr hat bei den verschiedenen Spezien einen verschiedenen Ursprung. Bei *Perophora*, *Didemnum* und *Clavellina* stammt das innere Rohr vom Entoderm ab, bei *Botryllus* vom Ektoderm des larvalen Peribranchialraumes oder Atriums. Bei allen diesen Formen entsteht aber gleichmäßig der neue Pharyngealsack aus dem inneren Rohr der Knospe, während er bei der embryonalen Bildung sich stets aus dem Entoderm des Archenteron entwickelt. Beim Knospenembryo wird auch der Peribranchialraum vom inneren Rohr gebildet, so daß er bei der ersten Reihe von Tieren entodermalen, bei *Botryllus* aber ektodermalen Ursprungs ist. Beim Eiembryo ist er immer ektodermaler Herkunft. In bezug auf die Entwicklung des Nervensystems herrscht unter den Autoren noch einiger Streit. Eine Anzahl von Forschern will gefunden haben, daß das neue Gehirn sich aus Material der äußereren Wand des inneren oder branchialen Rohres bildet, welches in den meisten Fällen ja entodermalen Ursprung hat. Seliger und Lefèvre glauben dagegen, daß das Nervensystem sich aus Mesenchymzellen bildet, welche zwischen den beiden Rohren liegen. Es scheint indessen, daß sich bei einigen Formen das Gehirn tatsächlich aus Material der äußeren Wand des inneren Rohres bildet, welches auch den Mutterboden für die Bildung des Kiemensackes abgibt. Infolgedessen hat in den Fällen, in welchen das innere Rohr entodermal ist, das Gehirn entodermalen Ursprung, und in den Fällen, in welchen es ektodermal ist, ist auch das Gehirn ektodermal und ebenso ist dann der Kiemensack ein ektodermales Gebilde. Hier liegen also offenbar keine festen kausalen Beziehungen zwischen der Bildung dieser Organe beim Knospen- und Eiembryo vor. Auf ähnliche Schwierigkeiten stoßen wir bei den Bryozoën. Auch hier sind große Unterschiede in der Entwicklung des Embryos aus dem Ei und aus der Knospe vorhanden.

Braem, der eine kritische Studie über die Keimblättertheorie ver-

sucht hat,[1]) kommt zu dem Schluß, daß eine morphologische Definition eines Keimblattes überhaupt unmöglich ist und hat versucht, ein physiologisches Kriterium zu finden. Die Bedeutung eines Keimblattes hängt nach ihm weder von dem Ort, an dem es entsteht, ab noch von der Art und Weise, wie es entstanden ist (Einfaltung, Delamination usw. usw.). Es ist nicht entodermal, weil es das innere Blatt der Gastrula bildet, sondern es ist entodermal, wenn es sich zum Magendarmkanal umwandelt. Die einzelnen Keimblätter der verschiedenen Formen sind zwar in ähnlicher Weise angeordnet, ob sie aber homolog sind, hängt von ganz anderen Umständen ab. Von diesem Gesichtspunkte aus ist das innere Rohr der Ascidienknospe, aus welchem sich sowohl der Magendarmkanal als auch das Nervensystem bildet, so lange, bis diese Strukturen aus ihm entstanden sind, einfach eine indifferente Zellschicht, deren Elemente genau so undifferenziert sind wie die Zellen einer Blastula. Auf diese Art und Weise werden die morphologischen Widersprüche allerdings nicht gelöst, sondern der Knoten wird einfach durchhauen. Für Braem sind die Keimblätter nichts anderes als konventionelle Bezeichnungen, denen er jegliche historische Bedeutung abspricht. Die historische Bedeutung der Keimblätter ist aber gerade das Problem gewesen, das die Morphologen zu lösen versucht haben. Die fundamentale Bedeutung, welche die Embryologen den Keimblättern früher zugeschrieben haben, besitzen sie also sicherlich nicht. Trotzdem kann man auch, nachdem Braem die Aufmerksamkeit auf die wirklichen und wichtigen Probleme, die mit ihrer Entwicklung verbunden sind, hingelenkt hat, ohne die neueren Gesichtspunkte zu verleugnen, annehmen, daß die Keimblätter auch ein gewisses historisches Interesse besitzen, allerdings wohl nicht in dem Sinne, daß die Gastrula die Wiederholung irgend einer anzestralen erwachsenen Gastraea ist, sondern nur in dem Sinne, daß die Ähnlichkeit der embryonalen Entwicklung in einzelnen Fällen ihre historische Erklärung in einem gemeinsamen Ursprunge finden kann.

Wenn wir nun im Lichte der obigen Ausführungen die Rolle der Keimblätter bei der Regeneration betrachten, so finden wir sofort auch hier wieder eine Reihe von Beispielen, wo die Keimblättertheorie uns im Stich läßt. Wir wissen z. B., daß bei *Lumbriculus* und *Nais* das neue Mesoderm vom Ektoderm abstammt und nicht von dem alten mesodermalen Gewebe.[2]) Bei den Anneliden stammt allerdings das Mesoderm des Embryos von einer, später von zwei Wandzellen der Blastula ab, die bei der Gastrulation ins Innere versenkt werden. Diese Zellen kann man zu dieser Zeit aber natürlich weder als zu dem einen

[1]) Biol. Zentralbl., XV, 1895.

[2]) Ein kleiner Teil des embryonalen Mesenchyms kann allerdings auch ektodermalen Ursprungs sein. Aus diesem entstehen die Kiemenmuskeln des Kopfes, aber nicht die charakteristischen Muskeln des Körpers.

noch zu dem anderen Keimblatt gehörig rechnen. Und so kann man also weder behaupten, daß bei der Regeneration das Mesoderm von einem anderen Keimblatt abstamme als beim Embryo, noch kann man das Gegenteil beweisen. Der wesentlichste Umstand scheint mir dabei der zu sein, daß sich das neue Mesoderm aus Ektoderm bildet, welches schon fertig differenziert war und nicht aus dem alten Mesodermalgewebe. Gar kein Streit kann aber darüber bestehen, daß die Schleimhaut des Pharynx bei der embryonalen Entwicklung ektodermalen, im Regenerat aber entodermalen Ursprungs ist. Einen weiteren Fall, wo zwei Keimblätter ihre Rolle vertauschen, hat Hazen gefunden. Bei einer Seeanemone, *Sagartia*, wird der Oesophagus bei der Regeneration gänzlich aus entodermalem Gewebe aufgebaut, während er bei der embryonalen Entwicklung des Tieres vom Ei seine Schleimhaut vom Ektoderm erhält.

Es ist ja wahr, daß derartige Fälle große Ausnahmen bilden, und daß im allgemeinen die neuen Organe von den gleichen Organen des alten Stückes herstammen. Aber eine einzige, einwandsfrei bewiesene Ausnahme genügt meiner Meinung nach, um das traditionelle Dogma von der Bedeutung der Keimblätter von Grund aus zu erschüttern. Damit ist also die Grundlage der Hypothese, daß bei der Regeneration, sich immer nur Gleiches aus Gleichem bilden könne, gefallen, und es ist an der Zeit, uns nach einer besser fundierten Theorie über den Einfluß des alten Gewebes auf die Entstehung des neuen umzusehen. An und für sich ist ja die Annahme, daß ein Organ sich notwendigerweise immer aus einem ganz bestimmten Keimblatt bilden müsse, von vornherein so sinnlos, daß wir nur froh sein müssen, diese ganze naive und längstüberlebte Ansicht definitiv los geworden zu sein. Die experimentelle Forschung hat eine Reihe neuer Fragen von ganz anderem Interesse, die wir in einem späteren Kapitel besprechen werden, aufs Tapet gebracht. Erst wenn, wie es wahrscheinlich erscheint, die Frage nach der Bedeutung der Keimblätter in der viel inhaltsreicheren Frage über den Ursprung der Spezifität der Gewebe aufgegangen sein wird, werden wir in Zukunft wieder unsere Aufmerksamkeit und dann hoffentlich mit größerem Nutzen auf die Experimente richten, welche diese letztere Frage zu entscheiden suchen werden.

Regeneration, eine Wiederholung phylogenetischer und ontogenetischer Prozesse?

Es ist, wie wir oben sahen, oft behauptet worden, daß bei der Regeneration ontogenetische und selbst phylogenetische Vorgänge wiederholt werden. Auf diesem Standpunkt steht z. B. auch Fraisse, der sogar der Meinung ist, daß diese Frage viel zu sehr vernachlässigt

worden ist. Fraisse lenkt unsere Aufmerksamkeit auf verschiedene Beispiele hin, in welchen das nach seiner Meinung zutrifft. So gibt er z. B. Bülow recht, der die Art der Entwicklung von neuem Gewebe bei der Regeneration des Schwanzes einiger Naïden direkt mit der Gastrulation und Mesodermbildung bei der embryonalen Entwicklung dieser Tiere vergleicht. Indessen haben alle späteren Untersuchungen gezeigt, daß Bülows Beobachtungen nach verschiedenen Richtungen hin falsch sind. Die Einstülpung von Ektoderm, die Bülow mit der Gastrulation vergleicht, betrifft nur die Bildung des ektodermalen Proktodaeums und hat nichts mit der Bildung des Entoderms beim Embryo zu tun.

Auch Götte meint, wie wir gesehen haben, daß bei sehr jungen Salamandern die Regeneration des Beines sehr ähnlich seiner embryonalen Entwicklung verlaufe. Bei älteren Individuen wird diese Ähnlichkeit weniger ausgesprochen. Ich glaube, daß diese Ähnlichkeit niemals sehr groß ist und sich mehr auf ganz allgemeine Prinzipien erstreckt. Nun sollen ja aber in beiden Fällen die gleichen Gebilde auf der gleichen Grundlage entstehen und da ist es doch garnicht so überraschend, daß beide Prozesse in ziemlich ähnlicher Weise verlaufen. Die kausale Beweiskraft dieser Ähnlichkeit wird aber vollkommen dadurch aufgehoben, daß die Regeneration des Schwanzes des erwachsenen Tieres bei verschiedenen Formen ganz andere Wege einschlägt, als die embryonale Entwicklung und durch die Tatsache der Linsenregeneration vom Irisrande her.

Carrière findet, daß das Auge der Schnecke in fast genau derselben Weise aus dem Ektoderm regeneriert, wie sich das Auge beim Embryo bildet. Ich meine, daß, da in beiden Fällen dasselbe Gebilde (das Auge) auf demselben Mutterboden (Ektoderm) entsteht, es nicht verwunderlich ist, daß die beiden Prozesse viel Gemeinsames haben.

Der Irrtum liegt meiner Meinung nicht in der Behauptung, daß die beiden Prozesse große Ähnlichkeit haben, oder selbst ganz gleich verlaufen, sondern darin, daß behauptet wird, die Regeneration wäre eine Wiederholung der Ontogenese. Unter denselben Bedingungen werden ja wohl dieselben Faktoren, welche die embryonale Entwicklung geleitet haben, auch die regenerativen Prozesse leiten. Ja ich meine, wir sollten erwarten, daß die beiden Vorgänge noch viel öfter miteinander übereinstimmen, als es der Fall ist. Daß sie so oft in ganz verschiedener Weise verlaufen, liegt eben daran, daß die Bedingungen bei jungen und erwachsenen Individuen meistens doch recht verschieden sind.

Es ist ferner behauptet worden, daß manchmal bei der Regeneration atavistische Bildungen auftreten, indem nicht die fehlenden Organe des betreffenden Tieres, sondern die irgend eines seiner Vorfahren regeneriert werden. Das Paradebeispiel dafür ist die von Fritz Müller beschriebene eigentümliche Regeneration der Schere der Garneele Aty-

poida protimirum.[1]) Fraisse, Weismann und andere haben diesen Fall geradezu als beweisend angesehen. Das Tier soll nämlich eine Schere regenerieren, die morphologisch ganz anders ist als die typische Form, und weit eher der Schere einer anderen verwandten Art *Carodina* gleicht. Eine Reihe anderer Beispiele von sogenannter atavistischer Regeneration bei Krebsen sind noch in letzter Zeit bekannt geworden. Eugen Schultz macht im 20. Band des Archivs f. Entwicklungs-Mech. auf eine vergessene Beobachtung Kesslers aufmerksam. Kessler hatte gefunden, daß sehr oft die beiden Scheren von *Astacus pachypus*, eines russischen Flußkrebses, ungleich seien sowohl nach Größe als auch nach Form, und zwar war der Typus der kleineren Schere gewöhnlich nicht der für die betreffende Art charakteristische, sondern der einer anderen Art russischer Flußkrebse *Astacus leptodactylus*. Die Ursache dieser sonderbaren Erscheinung liegt nach Kesslers Meinung daran, »daß die Art *A. pachypus* einst von *A. leptodactylus* entstand, sich gleichsam abzweigte infolge des Einflusses besonderer Lebensbedingungen, aber noch die Tendenz, unter gewissen Umständen zur früheren Form zurückzukehren, behielt (Atavismus).«

Diese Befunde sind von Schultz nachuntersucht worden. Bei einer großen Anzahl in der Natur gesammelter russischer Flußkrebse *Astacus fluviatilis*, *A. pachypus*, *A. colchicus* und *A. Kessleri* fand dieser Forscher, daß immer, wenn die beiden Scheren eines Individuums ungleich waren, die kleinere nach dem Typus von *A. leptodactylus* gebildet war. Er glaubte daraus schließen zu dürfen, daß ganz allgemein diese letztere Krebsart die Stammform aller russischen Flußkrebse sei, und daß dieses Verhältnis eben durch die atavistische Regeneration aufgedeckt würde. Hervorzuheben ist, daß sowohl bei der normalen Ontogenese als auch bei der Regeneration die betreffenden Scheren die typische Form vom ersten Moment ihrer Entstehung an haben, so daß also bei der Regeneration keine Wiederholung ontogenetischer Vorgänge zu konstatieren ist. Gegen diese Behauptungen sind folgende Einwendungen zu machen: Einmal ist ja in allen diesen Fällen die Regeneration nicht etwa nach experimenteller Amputation der Scheren beobachtet worden, sondern aus dem atypischen Verhalten der Scheren ist erst auf vorhergehende Regeneration geschlossen worden. Wie nun, wenn es sich hier in der Tat um atavistische Formen, aber ohne vorhergehende Regeneration handelte? Man wird einräumen, daß die Schultz-Kesslerschen Befunde zum mindesten so gedeutet werden können. Aber selbst zugegeben, daß es sich in der Tat um regenerierte Scheren handelt, wofür ja wirklich alle Wahrscheinlichkeit spricht, müssen wir Schultz doch die Berechtigung absprechen, hier von atavistischen Regenerationen zu reden. Einmal sind ja, wie Schultz selbst bekennt, die regenerierten

[1]) Kosmos, VII, p. 388.

Scheren den Scheren von *A. leptodactylus* zwar sehr ähnlich aber durchaus nicht absolut identisch mit ihnen, zweitens regeneriert ja auch *A. leptodactylus* eine Schere, deren Form seiner typischen Form zwar ähnlich aber durchaus nicht gleich ist, sondern wiederum der einer Untervarietät *A. leptodactylus colchicus* gleicht; also soll diese Varietät die eigentliche Stammform der russischen Flußkrebse sein! Man sieht, zu welchen Schlüssen die Vertreter obiger Anschauungen gezwungen werden. Wir wissen ja nichts über die inneren Bedingungen, unter denen die Regeneration erfolgt, ebensowenig wie über die Bedingungen der normalen Ontogenese und bevor diese Bedingungen nicht auf analytisch-experimentellem Wege erforscht und klargelegt sind, haben wir keinerlei Berechtigung aus zufälligen Formenähnlichkeiten Schlüsse auf Abstammung und Verwandtschaft zu ziehen. Wir kennen doch wirklich genügend Konvergenzerscheinungen, bei denen irgend welche Verwandtschaft sicher ausgeschlossen ist. Für mich sind, wie gesagt, derartige Befunde durchaus nicht eindeutig. Przibram hat ja auch bei anderen Krustaceen nach Amputation eines Kieferbeines oft Gebilde der verschiedensten Art regenerieren sehen, die sich aber innerhalb einiger Monate nach und nach wieder in die typische Form umwandelten. Hat sich hier etwa auch zuerst ein anzestrales Bein entwickelt, das dann nach und nach in seine rezentere Form überging? Wenn es dem Kieferbein von irgend einem anderen Krustaceen auch nur entfernt ähnlich wäre, würden sicher dieselben, welche sich der Deutung von Müller anschließen, auch hier gleich mit derselben Behauptung bei der Hand sein. Aber wie sollen wir dann die Herbstschen Fälle erklären, wo anstelle des Auges bei gewissen Krebsen ein antennenähnliches Organ entsteht? Da diese Antenne denen gleich ist, die das Tier sonst besitzt, sollen wir nun vielleicht annehmen, daß es früher einmal Antennen anstelle der Augen gehabt habe?

Nur als Kuriosum und um zu zeigen, wie weit sich auf dem Boden dogmatischer Voreingenommenheit die Spekulation verirren kann, zitiere ich folgende Behauptung von Fraisse. Während der Regeneration des Eidechsenschwanzes bildet sich zuerst Pigment in den oberflächlichen Ektodermschichten der Haut des Regenerates, das nach und nach in die tieferen Lagen hinuntersinkt. Nun fand Fraisse eine Eidechse in Capri, bei welcher der Schwanz zeitlebens pigmentiert ist, und obgleich er garnicht wußte, ob das Pigment hier in den Epidermiszellen liegt oder wo anders, so stellte er doch sofort die Hypothese auf, daß diese Eidechse eine anzestrale Form vorstelle, welche bei der Regeneration des Schwanzes anderer Arten wiederholt würde!

Boulenger (1888) fand, daß bei verschiedenen Eidechsen die Schuppen des regenerierten Schwanzes anders angeordnet waren als beim normalen, und zwar so, wie es bei verschiedenen anderen Spezies der Fall ist. Sofort meinte er, daß dies ein Zeichen für die Verwandtschaft

zweier Formen wäre, selbst wenn sonst keine anderen Anzeichen von Verwandtschaft bestünden. Ich kann einen zwingenden Grund für eine solche Annahme nicht zugeben. Die Bedingungen, unter denen das Regenerat gebildet wird, sind eben anders als die, unter denen sich der normale Schwanz entwickelt, was schon aus dem Fehlen einer Wirbelsäule im Regenerat usw. hervorgeht. Es ist also garnicht verwunderlich, daß auch die Schuppen anders angeordnet sind, wir brauchen deshalb nicht gleich einen verwandtschaftlichen Zusammenhang zwischen den fraglichen Formen zu konstruieren. Es ist ja immerhin denkbar, daß die Bedingungen, unter denen der neue Schwanz sich bildet, ähnlich sind wie die, unter denen irgend eine anzestrale Form sich entwickelt hat, aber daraus folgt noch lange nicht, daß auch wirklich eine Verwandtschaft zwischen diesen beiden Formen existiert. Ich halte daran fest, daß es selbst dann, wenn wirkliche Ähnlichkeiten vorhanden sind, ein vollständiges Verkennen der Tatsachen ist zu behaupten, daß da anzestrale Charaktere wieder aufgetaucht seien.

In einigen Fällen hat man bei der Regeneration des Salamanderbeines eine oder mehrere überzählige Zehen gefunden, und auch dies ist als Rückkehr zu einer anzestralen Form gedeutet worden. Nun hat aber Tornier, wie wir schon oben berichtet haben, nachgewiesen, daß man nach Belieben überzählige Finger oder selbst eine ganze überzählige Hand erzeugen kann, indem man das Bein in ganz bestimmter Weise verwundet. Das müßte also dann auch als Wiederholung einer anzestralen Form gedeutet werden, wenn anders man die Hypothese logisch durchführen will! King hat nachgewiesen, daß man bei Seesternen ein oder mehrere überzählige Arme erzeugen kann, indem man Einschnitte zwischen den bereits vorhandenen Armen macht. Wenn wir nun annehmen, daß Tatsachen der eben beschriebenen Art irgend welche Rückschlüsse auf die Abstammung der betreffenden Formen gestalten, so müßten wir annehmen, daß die Vorfahren der heutigen Seesterne sechs, sieben oder noch mehr Arme besessen hätten, je nach der Anzahl von überzähligen Armen, die wir künstlich erzeugen können.[1])

Wir können also meiner Meinung nach, bis neue Tatsachen von stärkerer Beweiskraft gefunden sind, die Hypothese, daß aus dem Charakter eines Regenerats irgend welche Rückschlüsse auf die Verwandtschaft oder Abstammung der betreffenden Spezies gestattet sind, rundweg ablehnen.

---

[1]) King hat auf die Absurdität einer solchen Annahme ganz besonders hingewiesen.

XI. Kapitel.

Regeneration beim Ei und Embryo.

Die Fähigkeit, verlorengegangene Teile wieder zu ersetzen, ist nicht ein Privilegium der erwachsenen Organismen, sondern kommt Embryonen und Larven in ganz gleichem Maße zu. Ja selbst Bruchstücke von gefurchten und ungefurchten Eiern vermögen nicht nur sich weiter zu entwickeln, sondern auch — wenigstens in vielen Fällen — vollkommene Ganzembryonen zu produzieren. Schon Häckel berichtet (1869—1870), daß Stücke der länglichen, bewimperten Larven gewisser Medusen und selbst Bruchstücke ihrer Eier Ganzbildungen zu erzeugen vermögen. Aber erst erheblich später wurde man auf die theoretische Wichtigkeit dieser Befunde aufmerksam, als durch die Fundamentalversuche Roux's und Pflügers eine neue Epoche (83) der Entwicklungsgeschichte inauguriert wurde. Häckels Beobachtung ist ein zufälliger Nebenbefund in einer descriptiven Arbeit; Pflüger aber und ganz besonders Roux, der, was man auch gegen die Details seiner Arbeiten einzuwenden hat, der eigentliche Begründer und geistige Vater der experimentellen Entwicklungsgeschichte ist, haben ihre Befunde durch das Experiment auf Grund einer wohl überlegten und präzis formulierten Fragestellung erhalten.

Pflügers Experimente hatten den Zweck, die Bedingungen zu verändern, unter welchen das Ei sich normalerweise entwickelt, um so durch succesive Elimination sämtlicher in Betracht kommenden Faktoren diejenigen zu finden, welche für die Entwicklung des Eies maßgebend sind. Da diese Experimente an ganzen Eiern angestellt wurden, wurden die Probleme der Regeneration von diesen Untersuchungen wenigstens nicht direkt berührt, dennoch sind Pflügers Befunde und vor allem die Schlüsse, die er daraus gezogen hat, auch für unsere Frage nicht ohne Bedeutuug. Die Rouxschen Arbeiten dagegen beschäftigen sich zum Teil direkt mit der Entwicklung eines neuen Organismus aus einem Teil eines Eies oder Embryos. Roux's (88) weittragendste Entdeckung ist die, daß sich aus einer der beiden ersten Blastomeren des Froscheies ein Halbembryo entwickelt[1]), wenn die

[1]) Roux's frühere Versuche vom Jahre 1885, bei welchen gefurchte oder ungefurchte Eier angestochen wurden, so daß ein Teil ihres Inhalts ausfloß, zeigen, daß ein ganzer Embryo sich auch dann noch entwickeln kann, wenn ein großer Teil des Eimaterials verlorengegangen ist.

andere Blastomere abgetötet wird, daß aber dann in der Folge die fehlende Hälfte des Embryos »postgeneriert« werden kann. Zu diesen Versuchen war Roux durch seine Entdeckung angeregt worden, daß die Ebene der ersten Furchung des Eies meistenteils mit der zukünftigen Medianebene des Embryos übereinstimmte.[1]) Dieser Zusammenhang brachte ihn auf die Vermutung, daß zwischen den beiden Ebenen kausale Beziehungen bestünden in dem Sinne, daß die Ebene der ersten Furchung das Material für die rechte Seite des Körpers von der für die linke schiede. In descriptivem Sinne mag das ja für die Fälle zutreffen, wo die beiden Ebenen in Wahrheit zusammenfallen und auch nachträglich keine Verschiebungen von Material in der Mittellinie stattfinden. Ob aber kausale Beziehungen zwischen den beiden Ebenen vorhanden sind, oder ob ihr häufiges Zusammenfallen im Normalfalle nur auf einem Zufall beruht bzw. darauf, daß die Richtung der beiden Ebenen gewöhnlich durch dieselbe Ursache bestimmt wird, darüber konnten die Experimente Roux's uns keine erschöpfende Auskunft geben. Vor allen Dingen ist ja die Coincidenz der beiden Ebenen durchaus nicht so konstant wie Roux behauptet. Nach Kopschs einwandsfreien Untersuchungen bilden sie alle möglichen Winkel zwischen 0 und 90 Grad miteinander und der Prozentsatz der Fälle, wo wirklich Coincidenz eintritt, ist verhältnismäßig gering. Roux hilft sich hier damit über die Schwierigkeit hinweg, daß er diejenigen Fälle, wo eine Divergenz der beiden Ebenen um 90 Grad vorhanden ist, als »Anachronismus« der Furchung anspricht. Hier ist, nach seiner Meinung als Folge einer mehr oder minder beträchtlichen Zwangslage der Eier, die zweite Furche vor der ersten erschienen. Die anderen Fälle werden mit der Ausflucht, es handle sich um nachträgliche, von den Beobachtern übersehene Drehungen des Embryos ziemlich bequem abgetan. Ich glaube, daß diese Deutung nicht erst ernstlich diskutiert zu werden braucht, zumal die Versuche Kopschs mit so exakten Methoden ausgeführt wurden, daß Beobachtungsfehler, wie sie Roux zur Stütze seiner Ansicht ganz willkürlich konstruiert, völlig ausgeschlossen sind.

Roux's Methodik war folgende: Durch Einstich einer heißen Nadel in eine der beiden ersten Blastomeren, sollte dieselbe so schwer verletzt werden, daß ihre weitere Entwicklung unterblieb. Dieselbe Nadel wurde, ohne wieder angewärmt zu werden, für ein oder zwei weitere Eier benutzt. War also die Nadel auch im ersten Falle zu heiß gewesen, so daß beide Blastomeren durch die Hitze geschädigt wurden, so konnte er hoffen, beim zweiten und dritten Ei die richtige Temperatur zu treffen. Er fand nun, daß unter den Eiern, die auf diese Art und Weise operiert waren, einige so stark verletzt wurden, daß keine von den beiden Blastomeren sich weiter entwickelte, während

[1]) Dies ist zuerst von Newport im Jahre 1851 entdeckt worden.

andere so wenig gelitten hatten, daß beide Blastomeren sich ungestört entwickelten. In den Fällen aber, wo er die richtige Temperatur getroffen hatte, sodaß also nur die eine Blastomere abgetötet wurde, ent-

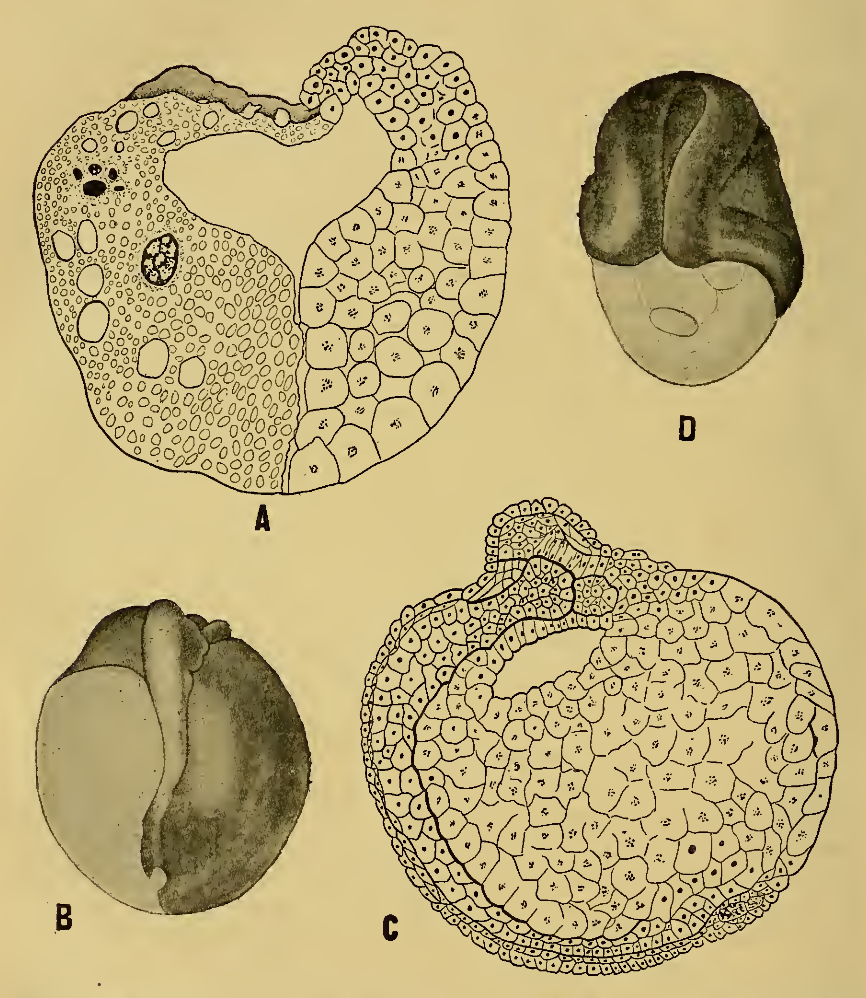


Fig. 72. Nach Roux. *A* Schnitt durch eine Semiblastula vom Froschei. *B* Halbembryo. *C* Querschnitt von *B* (in der Fig. *B* ist rechts und links umgekehrt wie in *C*). *D* Vorderhalbembryo.

wickelte sich die unverletzte Blastomere allein. Sie teilte sich weiter und produzierte eine große Anzahl von Zellen. Die Furchungshöhle trat im oberen Teile des Eies auf wie gewöhnlich (Fig. 72 *A*). Die angestochene Blastomere blieb zwar im Zusammenhang mit der

anderen, sodaß die Kugelform des Eies erhalten blieb, teilte sich aber nicht weiter. Aus der anderen, unverletzten Blastomere entwickelt sich ein Halbembryo. Derselbe besitzt natürlich nur ein halbes Medullarrohr, das längst der Grenze zwischen entwickelter und unentwickelter Eihälfte angelegt wird (Fig. 72 *B* und *C*). Der Kopf am Vorderende ist allerdings meistenteils mehr als halb, am Hinterende ist dagegen nur ein halber Blastoporus vorhanden.[1]) Die Chorda ist, wie man auf dem Querschnitt erkennt, rund und nicht halbkreisförmig, gleichwohl besteht sie anscheinend aus weniger Zellen als normal (Fig. 72 *C*). Auf ihrer einen Seite sieht man die Mesodermanlage mit den typisch gebauten und angeordneten Somiten. Die Urdarmhöhle ist kleiner wie normal und kann aus diesem Grunde wohl als Halbbildung angesehen werden. Es liegt also volle Berechtigung vor, diese Bildung als Halbembryo zu bezeichnen, da nur der Kopf ganz oder doch beinahe ganz ist. Ob das nun daran liegt, daß die eine Blastomere allein die Fähigkeit besitzt einen ganzen Kopf zu bilden oder ob, wie Roux meint, ein Teil des Materials der unentwickelten Blastomere dazu verwandt, das heißt »postgeneriert« worden ist, ließ sich auf Grund dessen, was Roux's Experimente aussagten, nicht entscheiden.

Zugegeben muß allerdings werden, daß die Befunde sehr zugunsten der Hypothese Roux's sprechen, daß durch die erste Furche bestimmt qualifiziertes Material für die rechte und die linke Körperhälfte voneinander geschieden werden, daß also die linke bzw. rechte Blastomere die entsprechenden Seiten des Embryos virtuell repräsentieren. Damit wären ja die kausalen Beziehungen zwischen der Ebene der ersten Furche und der Medianebene des Embryos implizite zugestanden. Roux trägt auch keine Bedenken diesen Schluß zu ziehen, ja er versucht sogar, den genauen Mechanismus aufzudecken, vermittels dessen die postulierte qualitative Teilung der Kerne und Zellen zuwege gebracht wird. Bei der Beurteilung von Roux's Befunden darf man indessen eins nicht übersehen. Allerdings entsteht aus der unverletzten Blastomere eine Halbbildung, aber jene bleibt ja doch während der ganzen Entwicklungsperiode in ständigem Konnex mit der anderen, zwar schwer beschädigten aber oft noch lebensfähigen Blastomere. Wir können also aus diesen Befunden nicht mehr schließen, als daß unter normalen Verhältnissen aus jeder der beiden ersten Blastomeren je eine Hälfte des Embryos gebildet wird. Wenn es nun aber gelänge, die eine Blastomere gänzlich zu entfernen, so müßten offenbar ganz neue Bedingungen entstehen, durch welche das Resultat von Grund aus modifiziert werden könnte, doch davon später.

Das wichtigste Resultat dieses Experimentes ist meiner Meinung nach der Nachweis, daß überhaupt Halbbildungen möglich sind, d. h.

[1]) Der Querschnitt *C* ist umgekehrt orientiert wie der Halbembryo *B*.

also, daß eine relative Unabhängigkeit der Differenzierung der einzelnen Teile des Eies voneinander besteht.

Roux's weitere Experimente zielten daraufhin, zwei von den Blastomeren, welche nach der Beendigung der zweiten Furchung zu beiden Seiten der ersten Furchungsebene liegen, mit einer heißen Nadel abzutöten. Die übrigbleibenden zwei sollten dann seiner Ansicht nach entweder einen vorderen oder einen hinteren Halbembryo erzeugen können. Einen solchen Halbembryo, welcher angeblich den beiden vorderen Blastomeren entstammt, zeigt Fig. 72, *D*, nur die vordere Hälfte des Körpers ist vorhanden und grenzt sich nach hinten scharf gegen die verletzte Hälfte ab. Dieser Embryo ist indessen meiner Meinung nach nichts als die vordere Hälfte eines ganzen Embryos von halber Größe, welcher nach hinten durch die Masse des ungeteilten Materials der angestochenen Blastomere an der vollständigen Umwachsung des Dotters verhindert worden ist. Darüber, ob auch aus den beiden hinteren Blastomeren sich ein hinterer Halbembryo entwickeln könnte, drückt sich Roux sehr vorsichtig aus. Einen seiner Fälle glaubt er allerdings so deuten zu dürfen.

Um nun Klarheit in diese Frage zu bringen, habe ich letzthin eine Anzahl diesbezüglicher Experimente an Eiern von *Rana palustris* gemacht. Im Vierzellenstadium wurden die beiden vorderen Blastomeren mit der heißen Nadel angestochen. Beim Einstechen in die weiße Hemisphäre der Eier wurde zwar das Plasma um die Einstichstelle herum etwas lädiert, die Kerne aber blieben intakt, und das Ei furchte sich, obschon mit einiger Verspätung, regelmäßig weiter. Bei Anstich in der schwarzen Hemisphäre, also in größerer Nähe der Kerne, greift die Schädigung, wenn sie tief genug geht, um die Kerne zu zerstören, oft auch auf die andere Hemisphäre über. Keins dieser Eier war imstande, eine hintere Blastoporuslippe zu bilden. Nur wenn die vorderen Blastomeren sich soweit erholten, daß sie sich furchten, sah ich Ausnahmen. Es bildete sich dann in der Regel eine vordere Blastoporuslippe, die allerdings meistens nur eben angedeutet war. Wenn sie aber überhaupt zur vollen Ausbildung gelangte, so griffen ihre seitlichen Ränder auf die unverletzte Eihälfte über, wo sich nunmehr auch eine ventrale Blastoporuslippe bildete, die sich mit der vorderen zu einem kreisförmigen Urmund vereinigte. Auch Speemann, der in seiner ersten Arbeit über die Entwicklung isolierter Tritonblastomeren den hinteren Blastomeren ein gewisses Maß von Selbstdifferenzierungsvermögen zusprechen zu müssen glaubte, kommt in seinen späteren Schriften auf Grund einer neuen Prüfung der Frage zu dem Schluß, daß die hinteren Blastomeren unfähig sind, einen *Hemiembryo posterior* zu erzeugen.

Nachdem die Bildung des Halbembryos beendet ist, tritt eine Reihe neuer Veränderungen auf, durch welche nach Roux das Material der

angestochenen Blastomere so reorganisiert wird, daß die fehlende Hälfte gebildet werden kann; diesen Prozeß nennt Roux »Postgeneration«. Sein Verlauf kann natürlich nur auf Serienschnitten einer großen Menge von Objekten verfolgt werden. Da nun die Eier aber durch die heiße Nadel in sehr verschiedenem Grade verletzt werden, so ergibt sich daraus eine ziemliche Ungewißheit in der Reihenfolge der einzelnen Vorgänge. Nach Roux bilden sich im Protoplasma der verletzten Blastomeren zuerst an verschiedenen Stellen Vakuolen, in der Nachbarschaft des Einstiches stirbt es ab (Fig. 72, *A*). Im Dotter unregelmäßig zerstreut liegen Klumpen von Chromatin, die einem Zerfall des Kernes ihren Ursprung zu verdanken scheinen. Die Vorgänge, welche zur Reorganisation der beschädigten Hälfte führen, setzen in den verschiedenen Eiern zu ganz verschiedenen Zeiten ein. Roux beschreibt drei Arten der Reorganisation. Die erste besteht darin, daß sich in der verletzten Hälfte neue Zellen bilden: Im Protoplasma der angestochenen Blastomere erscheinen Kerne, welche sich mit einem fein granulierten Protoplasma umgeben. Diese Kerne stammen aus zwei Quellen, erstens aus dem Chromatin des Kerns der verletzten Blastomere selber, und zweitens aus Kernen, welche aus der entwickelten Hälfte in die geschädigte mit oder ohne einen Hof von Protoplasma hinüber gewandert sind. Um diese Kerne als Zentren zerfällt das Protoplasma (mit dem Nahrungsdotter) der verletzten Hälfte in Zellen. Diese Zellulation setzt, wie gesagt, bei den verschiedenen Eiern zu ganz verschiedenen Zeiten ein. In manchen Fällen findet sie erst zurzeit der Gastrulation der unverletzten Hälfte statt. Bei anderen findet sie schon statt, während die unverletzte Hälfte sich noch in Furchung befindet.[1]) Die Zellbildung beginnt immer in der Nähe der intakten Hälfte und rückt dann langsam in entferntere Partien der verletzten Hälfte vor. Die neuen Zellen sind von verschiedener Größe, aber im allgemeinen größer als die der unverletzten Hälfte.

Diese Zellulation des Dotters findet immer nur da statt, wo das Protoplasma nur wenig gelitten hat. Da, wo das Protoplasma und Deutoplasma sehr erheblich geschädigt sind, tritt eine zweite Art der Reorganisation in Aktion; der betreffende Teil der Blastomere wird entweder durch einwandernde Zellen resorbiert, oder nach und nach in die Nachbarzellen aufgenommen und in diesen assimiliert.

Die dritte Methode der Reorganisation besteht darin, daß die unentwickelte Eihälfte einfach vom Ektoderm der anderen überwachsen wird. Dies findet statt, wenn das Protoplasma in noch höherem Grade geschädigt ist. In anderen Partien der verletzten Hälfte, die wohl weniger gelitten haben, bilden sich diejenigen hier eingewanderten Zellen,

---

[1]) Der Unterschied hängt meiner Meinung nach wahrscheinlich davon ab, in welchem Grade der Kern der verletzten Blastomere geschädigt worden ist.

welche nahe der Oberfläche liegen, im Anschluß an das herüberwachsende Ektoderm gleichfalls zu Ektodermzellen um.

Jetzt beginnt die eigentliche Postgeneration in dem so organisierten und zellulierten Eiteil. Die Zellen ordnen sich zu Keimblättern an, aus welchen die verschiedenen Organe des zu bildenden Halbembryos entstehen. Oft reicht ein halber Tag oder eine halbe Nacht hin, um einen Halbembryo in einen Ganzembryo zu verwandeln. Das neue Halbmedullarrohr bildet sich aus dem neuen Ektoderm. Seitlich davon legt sich das neue Mesoderm an. Zum Teil, besonders in der Grenzzone, stammt das neue Mesoderm direkt von dem alten Mesoderm der unverletzten Hälfte ab, an seinem freien Rande gliedert es sich aber neue Zellen, die frisch entstanden sind, an. Die Differenzierung schreitet gewöhnlich in craniocaudaler Richtung vor.

Die Vorgänge, die zur Komplettierung des Urdarms führen, beginnen in seiner unmittelbaren Nachbarschaft. Die Dotterzellen ordnen sich dort zuerst radiär an, in dieser Anlage bildet sich dann, von der Wand des alten Urdarms beginnend, ein Spalt, der sich nach und nach vergrößert und sich schließlich mit dem Lumen des alten Urdarms vereinigt. Es soll nach Roux die Postgeneration überhaupt immer von den bereits differenzierten Keimblättern des Halbembryos ausgehen und von diesen geleitet werden, daher setzen die postgenerativen Vorgänge immer zuerst da ein, wo der freie Rand eines Keimblattes an die frisch zellulierten Partien der geschädigten Eihälfte stößt.

Es ist sehr schwer, Roux bei diesen Ausführungen zu folgen, zumal ja nach seiner eigenen Angabe die Gewebe des postgenerierten Teiles auf doppelte und dreifache Art entstehen. Erstens sollen Teile des alten Kernes zu ihrem Aufbau beitragen; zweitens wandern noch nicht differenzierte Kerne und Zellen der unverletzten Blastomere in die geschädigte Blastomere hinüber, und endlich sollen noch Elemente der bereits fertig differenzierten Keimblätter des Halbembryos an der Bildung der neuen Keimblätter direkten Anteil haben. Auf jeden Fall müßte demnach ein großer Teil der Organe des »postgenerierten« Halbembryos aus Zellen des zuerst entstandenen Halbembryos gebildet werden. Diese Zellen besitzen also nicht nur die Fähigkeit der unabhängigen Selbstdifferenzierung, von der ja gerade diese Versuche ein glänzendes Zeugnis ablegen, sondern wir müßten ihnen, wenn Roux's Ausführungen richtig sind, auch eine große Portion von regenerativen Potenzen zuschreiben, wenigstens insoweit, daß jede Zelle in der verletzten Hälfte Zellen der gleichen Art und daraus die korrespondierenden Organe entstehen lassen kann. Nun ist aber nach Roux die Entwicklung des Eies, also seine fortschreitende Differenzierung, nichts anderes als die Entfaltung bestimmter, präformierter Qualitäten in ganz bestimmter Ordnung und Reihenfolge vermittels der qualitativen Kernteilung. Zellen also, die nicht nur die

ihnen zukommenden Leistungen vollführen, sondern auch darüber hinaus Neues, im normalen Entwicklungsgange nicht Vorgesehenes leisten können, müssen zu diesem Zwecke mit Reservepotenzen ausgerüstet sein, die sie zu diesen Leistungen befähigen. Roux nimmt das auch in der Tat an. Jede Zelle soll eine gewisse Menge von Reserve-Idioplasson mit auf den Weg bekommen, das bei der typischen Entwicklung latent bleibt und erst in Aktion tritt, wenn im Ablauf der typischen Entwicklung irgendwelche Störungen eintreten. Gegen diese Hilfshypothese ist vor allen Dingen eingewendet worden, daß sie die ganze Grundhypothese des ordnungsmäßigen Ablaufs einer Reihe qualitativer Teilungen vollständig über den Haufen wirft oder doch zum mindesten unentwirrbar kompliziert. Mir scheint dieser Einwand noch gar nicht so vernichtend zu sein, wie den meisten übrigen Kritikern, denn zweifellos besitzt ja jedes Ei beide Arten von Potenzen, also sowohl die Fähigkeit der Organisation als auch die der Regulation im Falle von Störungen. Dieser scheinbare Widerspruch läßt sich allerdings viel leichter und ungezwungener erklären, wie wir später sehen werden, auch ohne daß wir Roux's gekünstelten Aufbau von Hypothesen und Hilfshypothesen nötig haben, den Driesch so richtig mit einer auf den Kopf gestellten Pyramide vergleicht.

Der Vollständigkeit halber seien auch noch die Experimente von Endres und Walter über Postgeneration angeführt. Diese beiden prüften die Befunde von Roux nach und kamen zu ganz ähnlichen Resultaten. Ganz wie Roux haben auch diese Forscher beobachtet, daß aus der unverletzten Seite Kerne in die angestochene Blastomere herüberwandern und daß um diese sich das Protoplasma zu neuen Zellen anordnet. Sie fanden ferner, daß die angestochene Hälfte vom Ektoderm der in der Entwicklung begriffenen Blastomere direkt überwachsen werden kann. Wird der Dotter der angestochenen Blastomere nur unvollkommen reorganisiert, so entsteht nach vollendeter Postgeneration oft ein Embryo, zwischen dessen Medullarwülsten ein Pfropf unzellulierten Dotters hervorragt. Bei vollständiger Zellulierung bildet sich dagegen auch ein vollständig normaler Embryo. Endres und Walter gelang es, dieselben typischen Halbembryonen zu erzielen wie Roux. Nach ihren Befunden bestreiten sie, daß sich aus einer der beiden ersten Blastomeren allein Ganzembryonen entwickeln, wie das Hertwig behauptet. In neuerer Zeit hat Kurt Ziegler die Frage der Postgeneration noch einmal näher studiert und kommt zu Resultaten, die von denen Roux's ganz wesentlich abweichen. Vor allen Dingen konnte Ziegler bei einer großen Anzahl von Serien niemals Bilder finden, die auf eine Reorganisation der verletzten Blastomere durch Überwandern von Zellen und Kernen aus der unverletzten schließen lassen. Wenn die eine Blastomere wirklich abgetötet ist, kann sie wohl später durch den Embryo resorbiert werden, Postgeneration aber gibt es nicht.

Ziegler unterscheidet drei Wirkungsgrade der heißen Nadel auf das Protoplasma: Erstens, der Kern selbst wird getötet, dann stirbt die Zelle einfach ab, um dann später in größerem oder kleinerem Umfange resorbiert zu werden. Zweitens, der Kern wird nur verletzt, dann kann er sich noch eine Weile mehr oder weniger unregelmäßig weiter teilen, doch kommt es früher oder später zu einem Stillstand in der Entwicklung und schließlich zum Absterben der Zelle. Drittens, die Verletzung ist nur eine leichte, dann stirbt die operierte Zelle nicht, wird aber in ihrer Entwicklung etwas aufgehalten. Dieser Aufenthalt wird jedoch später wieder eingeholt, sodaß die fehlende Hälfte des Embryos auf ganz typischem Wege wieder ergänzt wird. Meine eigenen Befunde, die sich zum großen Teil auf Beobachtung lebender Eier stützen, haben ergeben, daß in den meisten Fällen, bei welchen sich die unverletzte Seite entwickelt, es auch die verletzte tut. Oft werden vom oberen Pol Zellen oder einzelne Kerne ins Innere des Dotters nach den unteren Partien der Blastomere verlagert. Diese Zellen beteiligen sich genau wie die anderen an der Bildung des Embryos. Die Folgen der fraglichen Operation sind meiner Meinung nach so verschieden und die Mittel, deren sich das Ei bedient, um die verlorenen Teile neu zu bilden, so variabel, daß es mehr wie gewagt erscheint, eine dieser vielen Methoden als typische zu beschreiben. Auch Hertwig hat bei seiner Nachprüfung Resultate erhalten, die sich von denen Roux's in allen wesentlichen Punkten unterscheiden. Er verletzte die eine der beiden Blastomeren des sich entwickelnden Froscheis ententweder mit der einfach über der Flamme erhitzten Nadel, oder mit dem Elektrokauter. Hertwig berichtet, daß die meisten Eier sich nach der Operation so drehen, daß die unverletzte Blastomere nach oben liegt. Das ist seiner Meinung nach auch der Grund dafür, daß man die Furchungs- und Urdarmhöhle immer in dem sich entwickelnden Teile des Eies findet. Die Furchungshöhle ist meistenteils gänzlich von zelluliertem Material umgeben (Fig. 73, *A*), doch liegt sie manchmal sehr nahe der Grenze zwischen entwickelter und unentwickelter Hälfte. In noch anderen Fällen wird diese Grenze sogar überschritten, sodaß es vorkommen kann, daß der ganze Boden der Furchungshöhle von dem ungefurchten Dotter der abgetöteten Blastomere begrenzt wird. .Der Embryo bildet sich auf der oberen, unverletzten Seite des Eies, und zwar ist es nach Hertwig in der Regel kein Halbembryo, sondern ein vollständiger oder wenigstens nahezu vollständiger Ganzembryo (Fig. 73, *D*, *E*, *F*, *G*, *H*). Er ist kleiner als der gewöhnliche Embryo und oft am hinteren Ende defekt. Zerlegt man Embryonen der letzteren Art in Serienschnitte, so findet man, daß die Rückenhälfte vollständig normal entwickelt ist, während die ventralen Partien ohne scharfe Grenze in die ungefurchten Dottermassen der angestochenen Zelle übergehen (Fig. 73, *B*, *C*, *J*, *K*). Hertwig deutet das Zustande-

kommen solcher Embryonen so, daß er annimmt, der normale Dotterpfropf der unverletzten Blastomere plus der unzellulierten Dottermasse hätten zusammen einen Wall gebildet, der von den Rändern des Blastoporus nicht hätte überwachsen werden können.

Bei fast allen von Hertwig beschriebenen Embryonen liegen die Medullarwülste nicht etwa auf einem Polmeridian der entwickelten



Fig. 73. Nach O. Hertwig. *A* Querschnitt durch ein Froschei (Blastulastadium), bei welchem die eine Blastomere getötet worden ist. *B* dasselbe, Gastrulastadium. *C* späteres Gastrulastadium. *D*, *E* Oberflächenansicht von Embryonen aus einer der beiden ersten Blastomeren. *F* wie *E*, Rückenansicht. *G* Ventralansicht. *H* Dorsalansicht eines anderen Embryos, der sehr exzentrisch liegt. *I* späteres Stadium eines Embryos aus nur einer Blastomere. Die angestochene Blastomere ist fast ganz überwachsen. *J* Schnitt durch eine Halbgastrula. *K* Querschnitt durch den Embryo *F*.

Blastomere, sondern ganz exzentrisch (Fig. 73, *D*, *F*, *K*). In einigen Fällen geht diese Exzentrizität so weit, daß die Medullarwülste ganz am Rande liegen. Die geringere Entwicklung des einen der beiden Wülste hätte dann Roux die Bildung eines Halbembryos vorgetäuscht.

In der Tat sieht eine der von Hertwig gegebenen Abbildungen wie ein echter Halbembryo aus.

Hertwig führt die exzentrische Lage der Medullarwülste auf die Exzentrizität der ersten Blastoporusanlage zurück. Einen Grund für diese letztere vermag er jedoch nicht anzugeben.

Hertwig fand bei diesen Versuchen oft auch Embryonen mit »*Spina bifida*«. Bei solchen Embryonen ragt der Dotterpfropf in mehr oder weniger großer Ausdehnung zwischen den beiden Medullarwülsten hervor. Eine Reihe anderer Eier dieser Versuchsreihe schien dagegen nur wenig geschädigt zu sein, denn sie entwickelten sich annähernd normal. Hertwig nimmt in diesen Fällen an, daß die betreffenden Blastomeren durch den Anstich nicht sehr schwer verletzt und deshalb, wenigstens zum Teil, in ihrer Entwicklung nicht behindert worden waren. Ich habe in der Tat oft gefunden, daß angestochene Blastomeren ihre Entwicklungsfähigkeit bis zu einem bestimmten Grade behielten und auch noch imstande waren, sich in gewissen Grenzen am Aufbau des Embryos zu beteiligen. Allerdings war dann die Entwicklung meistenteils sehr unregelmäßig. Ich halte es darum für gar nicht so unwahrscheinlich, daß in einigen von den Hertwigschen Fällen wirklich beide Zellen an der Bildung des Embryos beteiligt waren. Indessen ist diese Erklärung nicht hinreichend, um eine Brücke zwischen den Befunden Roux's und Hertwigs zu schlagen. Hier muß offenbar noch etwas ganz anderes vorliegen, das die totale Divergenz in den Resultaten zweier so tüchtigen Beobachter erklärt.

Hertwig weist mit großem Nachdruck darauf hin, daß die verletzte Blastomere durch den Anstich in ihrer Entwicklung zwar behindert, gleichwohl aber doch nicht tot und infolgedessen noch imstande ist, auf die sich entwickelnde Blastomere einen Einfluß auszuüben, gleichwie bei den meroblastischen Eiern der unsegmentierte Dotter auch nicht ohne Einfluß auf die Entwicklung der Keimscheibe ist. Er geht sogar soweit, zu prophezeien, daß die unverletzte Blastomere sich normal entwickeln müßte — natürlich bis auf die geringere Größe —, wenn es gelänge, die Dottermassen der angestochenen zu entfernen und so das Entwicklungshindernis aus dem Wege zu räumen.[1])

Roux dagegen führt die Hertwigschen Befunde auf Postgeneration der angestochenen Eihälfte zurück. Nach ihm soll sich zuerst ein Halbembryo entwickelt haben, der sich dann nur so schnell durch Postgeneration ergänzt habe, daß Hertwig das Auftreten der Postgeneration entgangen sei. Indessen ist das doch wohl kein stichhaltiger Einwand gegen Hertwigs sorgfältige Beobachtungen. Spätere Untersuchungen haben uns denn auch des Rätsels Lösung gebracht. Das Ei reagiert

---

[1]) Daß das nicht ganz stimmt, geht daraus hervor, daß beispielsweise die isolierten Blastomeren des Ctenophorenkeimes keine Ganzbildungen ergeben.

eben auf zweierlei verschiedene Art auf die betreffende Operation, je nachdem es zur Schwerkraft orientiert ist.

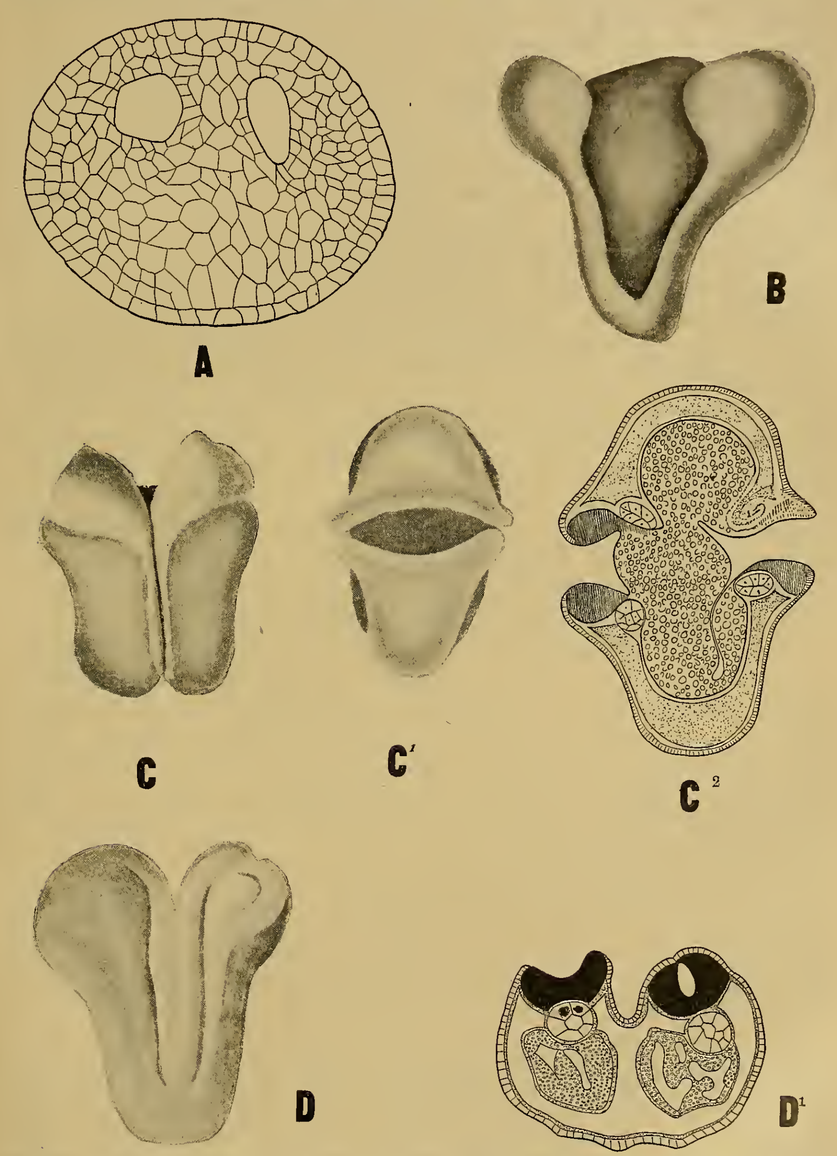


Fig. 74. *A* nach Wetzel. Querschnitt durch eine Doppelblastula aus einem auf dem Zweizellenstadium gedrehten Ei. *B* nach Schultze. Künstliche Doppelembryonen, ventral verwachsen. *C* und C^1 zwei andere Embryonen, dorsal verwachsen. C^2 Querschnitt durch die letzteren. *D* nach Wetzel. Doppelembryonen, seitlich verwachsen. D^1 Querschnitt durch dieselben.

Schultze hat 1894 gefunden, daß, wenn man ein Ei auf dem Zweizellenstadium in umgekehrter Zwangslage, d. h. also mit dem weißen Pol nach oben fixiert und bis zum Beginn des Morulastadiums in dieser Lage erhält, zwei Embryonen aus diesem Ei entstehen (Fig. 74, *B*, *C*, *D*). Diese Embryonen können in der verschiedensten Weise miteinander zusammenhängen. Sie entstehen mit höchster Wahrscheinlichkeit jeder aus einer der beiden ersten Blastomeren. Diese Resultate sind dann von Wetzel bestätigt worden. Dieser hat auch zugleich eine eingehendere Analyse der ersten Vorgänge in der Entwicklung dieser Doppelbildung gegeben. Er weist nach, daß der weiße Dotter in jeder einzelnen Blastomere abströmt oder doch wenigstens abzuströmen beginnt, während der leichtere braune Dotter nach oben aufsteigt. Auf diese Weise wird die organische Zusammengehörigkeit der beiden Blastomeren aufgehoben, und jede einzelne entwickelt sich zu einem ganzen Embryo. Ein Querschnitt durch das Furchungsstadium eines solchen Eies zeigt Fig. 74, *A*. Die kleinsten Zellen finden sich hier an der äußeren Seite jeder der beiden Blastomeren. Die beiden Furchungshöhlen liegen in der oberen Hälfte des Eies. Die verschiedenen Arten von Doppelembryonen, die auf diese Weise entstehen können, sehen wir in Fig. 74, *B*, *C*, *D*. In Fig. 74, *B* sind sie ventral verschmolzen, in Fig. 74, *C*, C^1, C^2 dorsal, in Fig. 74, *D* und D^1 lateral. Diese Verschiedenheiten sind offenbar davon abhängig, in welchem Meridian in jeder der beiden Zellen der weiße Dotter abgeströmt ist.

Von einem etwas anderen Gesichtspunkte aus sucht Moszkowski die Entstehung dieser Doppelbildungen zu erklären. Bekanntlich erscheint bei den Eiern von *Rana fusca* etwa Dreiviertelstunden nach der Befruchtung ein graues Feld auf einer Seite des Eies. In der Gegend dieses grauen Feldes finden sich nach beendeter Furchung die kleinsten Zellen. Die erste Urmundeinstülpung erfolgt da, wo sich diese kleinsten Zellen befinden. Moszkowski hat nun, gestützt auf die Befunde von Driesch am Seeigel- und Ascidienei, von Herlitzka am Tritonei, von Morgan am Amphioxusei, die Hypothese aufgestellt, daß die Bildung des Urmundes mit der Anwesenheit dieser kleinsten Zellen ursächlich zusammenhinge. Er meint nämlich, daß die in der Nähe des grauen Feldes gelegenen Zellen aus irgend einem Grunde sich rascher teilten als die Zellen in den übrigen Bezirken des Keimes. Infolge dieser rascheren Teilung gelangen diese Zellen früher als alle anderen Zellen an die Grenze ihrer Teilbarkeit, unter die sie infolge ihrer Struktur nicht heruntergehen können. Durch dieses »Fertigsein« in quantitativer Beziehung werden Wachstumsvorgänge ausgelöst. Während bis dahin jede Zellteilung stets eine Verkleinerung der einzelnen Zellen zur Folge hatte, ein Wachstum des Eies während der Furchung also nicht stattfindet, so muß jetzt jede Tochterzelle erst zur Größe der Mutterzelle heranwachsen, bevor sie sich ihrerseits teilt. Die Folge

davon ist, daß von nun an — d. h. vom Ende des Blastulastadiums ab — eine Vergrößerung des Keimes stattfindet. Dieses ungleiche — weil nur an einem kleinen Teil des Eies erfolgende — Wachstum des Eies bedingt eine Einfaltung — die Gastrulation.[1])

Ob dieses graue Feld, wie Moszkowski behauptet, auch normalerweise durch Schwerkraftswirkung zustande kommt, wollen wir hier nicht näher erörtern. Soviel steht jedenfalls fest, daß bei Eiern, die kurz nach der Befruchtung (s. Born) in schiefer Zwangslage fixiert werden, durch Abströmen des weißen, Aufsteigen des braunen Dotters gleichfalls ein solches graues Feld entsteht und daß dieses künstliche graue Feld genau so wie das normale die Gegend der kleinsten Zellen im Blastulastadium und das Auftreten der ersten Urmundeinstülpung bezeichnet. Von diesen Gesichtspunkten aus erklärt Moszkowski die Entstehung der Schultzeschen Doppelmißbildungen so, daß durch »die in beiden Zellen stattfindenden Umlagerungen des Dottermaterials an dem einen Ei zwei Punkte präformiert werden, an dem die Zellverkleinerung früher als am Rest des Eies sistiert.« Die ersten Urmundeinstülpungen müssen also an zwei Punkten des Keimes zu gleicher Zeit eintreten. Sehr gut stimmt dazu die Tatsache, daß aus auf dem Zweizellenstadium gedrehten Eiern nur janusartige Mißbildungen entstehen. *Duplicitas posterior* ist an diesen Eiern noch nie beobachtet worden, wie denn überhaupt eine primäre *Duplicitas posterior* bis jetzt in der gesamten Teratologie der Wirbeltiere noch in keinem Falle konstatiert worden ist.

Die Befunde Schultzes und Wetzels haben mich nun auf die Idee gebracht, folgende Operationen auszuführen.

Eine Reihe von Eiern wurde, nachdem die eine Blastomere angestochen war, normal aufgestellt, d. h. mit dem schwarzen Pol nach oben. Eine andere Reihe Eier wurde mit dem weißen Pol mehr oder weniger nach oben gedreht und in dieser Stellung in Zwangslage fixiert. Die Resultate, die ich aus diesen beiden Versuchsreisen erhielt, waren doppelter Art. Aus denen, die mit dem schwarzen Pol nach oben gestanden hatten, erhielt ich Halbembryonen wie Roux, während die Eier, die in umgekehrter Zwangslage fixiert waren, vollständige oder nahezu vollständige Ganzembryonen von halber Größe lieferten.[2]) Die

---

[1]) Roux erklärt die Gastrulation in ganz ähnlicher Weise durch ungleiches Wachstum. Nur nimmt Roux an, daß um diese Stelle eben besonders qualifiziertes Material schon während der Furchung angehäuft sei, welches zufolge dieser Qualitäten sowohl am frühesten zu wachsen, wie auch das Medullarrohr mit seinen spezifischen histologischen und chemischen Quantitäten zu bilden vermag. Moszkowski glaubt dagegen, daß dieses erste Wachstum nicht die Folge von an dieser Stelle angehäuften, bestimmt qualifizierten Materiales ist, sondern dadurch ausgelöst wird, daß eben an dieser Stelle die Zellen zuerst die Grenze ihrer Teilbarkeit erreichen.

[2]) Nur einmal erhielt ich auch in diesem Falle einen Halbembryo.

Erklärung dieses Unterschiedes liegt auf der Hand. Wenn die schwarze Hemisphäre nach oben stand, so blieb der Dotterinhalt in der unverletzten Zelle unverändert gleich dem eines normalen halben Eies. Wurde das Ei dagegen mit dem weißen Pol nach oben fixiert, so fand in der unverletzten Zelle eine Umlagerung des Dotters wie in den Schultzeschen Experimenten statt, und es entstand ein Ganzembryo. In einem Falle erhielt ich allerdings einen Halbembryo auch aus einem in umgekehrter Zwangslage fixierten Ei. Es kann das nicht etwa auf ein Ausbleiben der Dotterumlagerung in der unverletzten Zelle zurückgeführt werden, da der eine Medullarwulst, der sich gebildet hatte, weiß war. Man kann diese Ausnahme vielleicht so erklären, daß in diesem Falle der Dotter in beiden Zellen längs desselben Meridians und in derselben Richtung abgeströmt ist, so daß die ursprünglichen Symmetrieverhältnisse des Eies erhalten blieben.

Meine Ganzembryonen von halber Größe weisen in der Regel allerlei größere oder kleinere Defekte auf. Sie gleichen in allen wesentlichen Punkten denen, die Hertwig beschrieben hat. Ich glaube indessen nicht, daß man diese Defekte damit erklären kann, daß man annimmt, die Eier hätten sich nach dem meroblastischen Typus entwickelt, ich glaube, es handelt sich vielmehr um Ganzembryonen von halber Größe, deren Entwicklung kaudal und ventral durch die Anwesenheit ungefurchter Dottermassen gehemmt wurde.

Die beiden Blastomeren des Froscheies vollständig voneinander zu trennen, ist bis jetzt nicht gelungen, weil die eine Blastomere stets zu kollabieren pflegt, wenn man die andere entfernt. Beim Salamander, dessen Furchungsschema dem des Frosches ganz ähnlich ist, ist diese Operation dagegen möglich gewesen.[1]) Herlitzka, der dieses Experiment zuerst ausgeführt hat, fand, daß aus jeder Blastomere ein ganzer Embryo von halber Größe entstand. Wir haben demnach keinen Grund, daran zu zweifeln, daß dieselbe P o t e n z, einen Ganzembryo zu bilden, jeder der beiden ersten Froschblastomeren ebenso zukommt, wie jeder der beiden ersten Salamanderblastomeren. Wenn die beiden Zellen in organischem Zusammenhange bleiben, ohne daß ihre Beziehungen zueinander gestört werden, so bildet jede nur einen Halbembryo, werden ihre Beziehungen zueinander aber aufgehoben, so ist jede einzelne imstande, einen Ganzembryo zu bilden. Folgendes steht also fest: Welche Faktoren es auch immer sind, die darüber entscheiden, ob aus einer der beiden ersten Furchungsblastomeren ein Halb- oder Ganzembryo e n t s t e h t, die P o t e n z, einen Ganzembryo zu bilden, hat jede derselben und vielleicht auch noch jede der ersten vier Blastomeren.

---

[1]) Bei den Urodelen entspricht indessen gewöhnlich nicht die erste, sondern die zweite Furchungsebene der Medianebene des Embryos.

In einer späteren Arbeit hat Roux behauptet, daß er, und zwar auch schon in seinen früheren Experimenten, auch noch eine andere Art von Embryonen als die von ihm betriebenen Halbbildungen gefunden hat. Einige davon wären Ganzembryonen gewesen, die sich nur aus der unverletzten Blastomere entwickelt hätten, ohne daß die verletzte Blastomere direkt oder indirekt irgendwie an ihrer Bildung beteiligt gewesen wäre. Er gibt an, alle Zwischenstadien zwischen solchen Embryonen, die das gesamte Material der angestochenen Blastomere (wenn auch durch Postgeneration) verarbeitet hatten, und solchen, die lediglich aus der unverletzten entstanden sind, zu besitzen. Diese letzte Art Embryonen will er nun merkwürdigerweise nicht etwa als Ganzembryonen von halber Größe anerkennen. Er behauptet vielmehr, daß sich hier zuerst eine Halbblastula, dann eine Halbgastrula und endlich ein Halbembryo gebildet habe, der sich schließlich, ohne das vorhandene Dottermaterial der abgetöteten Blastomere zu benutzen, durch echte Regeneration ergänzt hätte. Nun wäre es ja durchaus möglich, daß die unverletzte Blastomere sich zuerst nach dem Schema eines halben Eies gefurcht hätte, ganz undenkbar aber ist es, daß die Ergänzung des Embryos einfach durch echte Regeneration zustande gekommen ist. Die Befunde von Schultze, Wetzel und meine zeigen ja überdies, daß ein Ganzembryo sehr wohl ganz direkt aus einer der beiden ersten Furchungsblastomeren entstehen kann. Und die von Moszkowski angestellte Analyse über die Wirkung der Schwerkraft auf die Entwicklung des Embryos gibt uns einen deutlichen Fingerzeig, in welcher Weise wir uns diese Ganzbildung aus einem halben Ei entstanden denken müssen.

Moszkowski hat eine Reihe von Anstichversuchen am befruchteten Ei ausgeführt, bei denen es ihm nicht darauf ankam, eine bestimmte oder bestimmte Zellen abzutöten, sondern wo er mehr Wert darauf legte, gewisse Partien des Protoplasmas zu zerstören, um so erkennen zu können, welche Gegenden des Eies für die Entwicklung notwendig und welche weniger notwendig wären. Sticht man mit der heißen Nadel das Ei kurz vor oder nach der ersten Furche direkt am schwarzen Pol an, so liegt der Defekt, wenn er überhaupt nicht verheilt, was ziemlich häufig vorkommt, an der Bauchseite des Embryos. Sticht man an der oberen Grenze des grauen Feldes ein, so findet bei Gelingen der Operation eine Differenzierung im Organe überhaupt nicht statt. Die Urmundränder haben sich längs einer sagittalen Linie zusammengelegt, die drei Keimblätter sind zwar vorhanden, von einer weiteren Differenzierung in Medullarplatte, Chorda, Urdarm usw. ist dagegen keine Spur zu erblicken. Sticht man etwas weiter seitlich an der oberen Grenze des grauen Feldes ein, so erhält man Halbbildungen, die aber eine ganze Gehirnplatte besitzen. Sticht man noch weiter seitlich an, so sind die Organe auf der operierten Seite zwar voll-

ständig vorhanden, aber weit schwächer entwickelt als auf der anderen Seite. Sticht man am weißen Pol an, so erhält man ausnahmslos Embryonen mit *Spina bifida*, bei denen sowohl die Gehirnplatte als auch die Aftergegend wohl entwickelt sind. Sticht man an der dem grauen Feld gegenüberliegenden Grenze von weißer und schwarzer Hemisphäre an, so erhält man einen Defekt in der Aftergegend des Embryos. Aus diesen Befunden geht also hervor, daß der Embryo am befruchteten, aber ungefurchten bzw. in den ersten Furchungsstadien befindlichen Ei bereits völlig lokalisiert ist. Es wird also für die Beurteilung der Befunde von Hertwig und Roux sehr wichtig sein, auch zu wissen, welche Partien des Protoplasmas sie bei ihren Anstichversuchen zerstört haben.

Eine Bestätigung der Befunde Moszkowskis erbringt eine neuere Arbeit von Brachet. Dieser untersuchte die Folgen von Anstich der einen Blastomere an solchen Eiern, bei denen die erste Furche nicht durch die Symmetrieebene des Eies geht, also seitlich von der Mittellinie des grauen Feldes liegt. Unter diesen Umständen entwickelt sich mehr oder weniger vom Vorderende des Embryos, je nachdem die unverletzte Blastomere mehr oder weniger von dem grauen Felde enthält.

Es gibt nun noch andere Methoden, mittels deren man gewisse Partien des Eies schädigen und in ihrer Entwicklung hemmen kann. Durch Zentrifugieren der Eier wird z. B. der weiße an Reservestoffen reichere Dotter stärker betroffen als der braune Bildungsdotter. Nach Hertwig erreicht man durch starkes Zentrifugieren der Eier (1897), daß nur der braune Dotter sich teilt, während der weiße ganz oder zum Teil ungeteilt bleibt. Man erhält so das Bild eines meroblastischen Eies, und Hertwig meint in der Tat, daß in diesen Fällen der weiße, in seiner Entwicklung gehemmte Dotter vollkommen dieselbe Rolle spielt, wie der Dotter bei den dotterreichen meroblastischen Eiern. Meine eigenen Befunde stimmen mit dieser Deutung nicht ganz überein. Ich habe nur finden können, daß im allgemeinen die Gegend des vorderen Endes des Embryos gegen die durch die Rotation verursachte Schädigung weniger empfindlich ist, als die Gegend des hinteren Endes. In jener Gegend bildet sich aber die dorsale Lippe des Blastoporus, und nördlich davon der Kopf des Embryos. Wenn auf einer Seite des Eies die äquatorialen Regionen weniger geschädigt werden als auf der anderen, so legen sich auf dieser Seite oft die mittleren und hinteren Partien eines Halbembryos an. Sehr häufig wird dann jedoch auf ein und derselben Seite mehr als nur die Hälfte eines Embryos gebildet. Wenn die äquatorialen Partien auf beiden Seiten unverletzt bleiben, so bildet sich beiderseits ein halber Embryo, und dazwischen liegt ein mächtiger Dotterpfropf. So entsteht also ein Ganzembryo mit einer »*Spina bifida*«. Wird die äquatoriale Zone rings um das Ei gleichmäßig

stark verletzt, so gelangt nur der vordere Teil des Embryos zur Entwicklung. Man sieht, daß diese Befunde vollständig mit den Ergebnissen der Anstichversuche von Moszkowski übereinstimmen (1902). Postgeneration findet nicht statt. Doch habe ich oft beobachtet, daß bei Vorhandensein von mehr als einem halben Embryo die Elemente der weniger entwickelten Hälfte sich aus sich selbst heraus weiter entwickeln und so das Fehlende, wenn auch nicht ganz, so doch annähernd ergänzen. Das wichtigste Ergebnis dieser Experimente ist die Erkenntnis, daß eine ursprüngliche Halborganisation sich noch weiter entwickeln und vervollkommnen kann. Hier manifestieren sich offenbar ganz ähnliche Potenzen wie bei der Bildung von zwei Ganzembryonen halber Größe aus isolierten Zellen vom Triton in den Fällen, wo die erste Furchungsebene mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt.

Spemann fand bei Tritoneiern, die im Zweizellenstadium längs der Ebene der ersten Furchung geschnürt worden waren, die Ligatur, wenn dann der Embryo entstand, in den meisten Fällen senkrecht zur Medianebene liegen (Typus *A*), und nur in wenigen Fällen in derselben Ebene (Typus *B*). Daraus geht hervor, daß die Ebene der ersten Furchung im allgemeinen rechtwinklig zur Medianebene des späteren Embryos steht (*A*) und seltener sich in derselben Ebene befindet (*B*). Wird die Ligatur so stark angezogen, daß die Eier hantelförmig werden, so erscheint im ersten Falle (*A*) die Dorsallippe des Blastoporus in einer der beiden Eihälften, die lateralen Lippen ziehen quer unter der Ligatur durch und vereinigen sich so mit der ventralen Blastoporuslippe, die in der anderen Hälfte erscheint. Ist die Schnürung noch stärker, so entwickelt sich die Vorderhälfte des Embryos normal, während die hintere Hälfte in der Entwicklung zurückbleibt, sodaß die hinteren Partien des Embryos nur selten zur vollen Entwicklung gelangen. Zieht man jedoch die Ligatur im Falle von Typus *A* so fest an, daß die beiden Hälften vollkommen voneinander getrennt sind, so entwickelt sich die Vorderzelle zu einem normalen Ganzembryo von halber Größe, während die hintere nur einen unorganisierten ovoïden Körper bildet, bei dem, wie man auf Schnitten sieht, zwar die drei Keimblätter angelegt sind, es aber zu keinerlei Organbildung gekommen ist. Diese Beobachtung ist nur in wenigen Fällen gemacht worden. Wenn sie sich indessen bestätigt, so ist sie eine willkommene Ergänzung dessen, was Moszkowski bei seinen Anstichversuchen beim Froschei gefunden hat. Kopsch (1896 und 1898) hatte bereits bei seinen Anstichversuchen am Keimhautrand der Salmoniden, bei den Selachiern und beim Hühnchen festgestellt, daß die Herausdifferenzierung des Embryokopfes von einem ganz bestimmten Punkte des Keimhautrandes, der der dorsalen Blastoporuslippe der holoblastischen Eier bei ihrem ersten Auftreten entspricht, ihren Ausgang nimmt. Die Anlagen

von Rumpf und Schwanz liegen zu beiden Seiten davon und vereinigen sich im Laufe der Entwicklung durch Concrescenz. Von diesen Zentren geht die Herausdifferenzierung des Embryos vor sich. Der gesamte Rest des Eies ist nur insofern an der Entwicklung des Embryos beteiligt, als seine Zellen von den embryobildenden Bezirken aus bei der fortschreitenden Umwachsung des Keimes in den eigentlichen Keim einbezogen und zum Aufbau des Embryos verwandt werden. Ganz Ähnliches hat Moszkowski für den Frosch gefunden. Er sagt: Die Herausdifferenzierung des Embryos geht von einem Bezirk nördlich von der ersten Urmundlage (30°) aus, die der oberen Grenze des grauen Feldes entspricht. Aus der Mitte dieses Bezirkes entsteht der Kopf, während die seitlichen Partien dem Wachstumszentrum von Rumpf und Schwanz entsprechen. Es findet daher bei Zerstörung der mittleren Partie des grauen Feldes überhaupt keine Differenzierung statt, bei Zerstörung der seitlichen Partien eine Halbbildung mit ganzem Kopf. Der gesamte Rest des Eies beteiligt sich nur insofern an der Bildung des Embryos, als Zellen, die nicht zum embryobildenden Bezirk gehören, bei der Zusammenziehung der seitlichen Urmundränder in denselben gelangen und dann zum Aufbau des Embryos verwandt werden. Daher kommt es, daß, wie das schon Kopsch durch Anstichversuche nach Auftreten des Urmunds festgestellt hat, die Medullarwülste auf der operierten Seite zwar gebildet werden, aber schwächer ausfallen als auf der intakten Seite. Wenn sich also bei Tritoneiern, die nach dem Typus *A* gefurcht sind (die Schnürebene steht senkrecht zur Medianebene des späteren Embryos), auf der hinteren Blastomere kein Embryo, sondern nur ein undifferenziertes ovoïdes Gebilde entwickelt, so liegt das einfach daran, daß diese hintere Blastomere vom Hauptdifferenzierungszentrum, das in der vorderen Blastomere liegt, abgeschnitten ist. In der vorderen Blastomere dagegen differenziert sich vom Hauptdifierenzierungspunkt ein ganzer Embryo heraus, und da die organische Verbindung der beiden Blastomeren durch die Ligatur unterbrochen ist, so findet diese Differenzierung so statt, als ob nur das Material der einen Blastomere vorhanden wäre, sodaß der Embryo nur von halber Größe ist.

Daß diese Deutung richtig ist, geht aus dem Verhalten solcher geschnürter Eier hervor, die sich nach Typus *B* furchen (erste Furche in derselben Ebene wie die spätere Medianebene des Embryos). Bei schwacher Schnürung zurzeit des ersten Auftretens der dorsalen Blastoporuslippe, die sich dann also unterhalb der Ligatur und senkrecht zu ihr befindet, wird ein Embryo mit zwei Köpfen gebildet. Ist die Schnürung auf dem Zweizellenstadium so stark, daß die beiden Zellen vollständig voneinander getrennt werden, so bildet sich aus jeder derselben ein ganzer Embryo von halber Größe. Es muß dies so sein, denn in diesem Falle besitzt ja jede der beiden Eihälften ein Hauptdifferen-

zierungszentrum, das durch die Schnürung nur in zwei Teile zerlegt worden ist. Auf jeden Fall beweisen diese Versuche, daß auch bei den Urodelen jede der beiden ersten Furchungszellen die prospektive Potenz zur Bildung eines Ganzembryos besitzt.

Eine Reihe von Experimenten über die prospektive Potenz von Bruchstücken des Seeigelkeims hat gleichfalls zu sehr interessanten Ergebnissen geführt. Die ersten dieser Versuche sind von den Gebrüdern Hertwig angestellt worden. Gelegentlich des Studiums über den Einfluß verschiedener Gifte auf die Entwicklung des Seeigelkeims schüttelten sie Seeigeleier mit wenig Flüssigkeit in Reagenzröhrchen, sodaß die Eier in Stücke gingen. Sie fanden nun, daß selbst sehr kleine Bruchstücke von Eiern, sobald sie nur einen Kern enthielten, kleine, Ganzplutei aus sich hervorgehen lassen konnten. 1889 macht Boveri die außerordentlich wichtige Entdeckung, daß auch kernlose Eifragmente vom Seeigel, falls ein Spermatozoon (und zwar nur eins) in sie eingedrungen war, Ganzorganismen von der Größe des dem Eifragment entsprechenden Volumen bilden konnten. Fiedler schnitt im Jahre 1891 die beiden Blastomeren mittels eines feines Messerchens auseinander. Die isolierten Zellen teilten sich wie ein Halbei, doch konnte Fiedler die Eier nicht bis zur Pluteusbildung aufziehen. Eine ganze Reihe von Versuchen hat dann Driesch an Seeigeleiern und Seeigelembryonen angestellt. Seine ersten Versuche begannen im Jahre 1891. Damals trennte er die beiden ersten Blastomeren mittels der Hertwigschen Schüttelmethode und untersuchte dann den weiteren Entwicklungsgang der so isolierten Elemente. Er fand, daß die Furchung genau die eines halben Eies und nicht die eines ganzen Eies war. Das normale Ei teilt sich zuerst in zwei, vier, acht gleiche Teile. Bei der nächsten Teilung furchen sich vier Zellen ungleich und bilden die vier sogenannten Mikromeren an dem einen Pol. Die vier Zellen am anderen Pol furchen sich äqual (Fig. 75, *I*). Die isolierten Blastomeren teilen sich erst in zwei gleiche, dann in vier gleiche Teile. Bei der nächsten Teilung bilden zwei Zellen Mikromeren und zwei teilen sich gleich (Fig. 75 *G*). Es findet als genau dasselbe statt, als wenn die Blastomeren nicht voneinander getrennt wären. Später wird dann eine Halbkugel gebildet entsprechend der Hälfte einer Blastula bei normaler Furchung (Fig. 75 *C*). Die offene Seite entspricht der, wo normalerweise die Halbblastula mit der anderen Hälfte sich vereinigen müßte. Bis zu diesem Punkt ist also aus jeder der isolierten Blastomeren eine richtige Halbbildung, also Halbmorula und Halbblastula entstanden.[1])

In späteren Stadien schließt sich die Halbblastula, bildet eine vollständige Kugel und wird vollkommen symmetrisch (Fig. 75, *D*). Dann

[1]) Bei Sphaerechinus verschieben sich die Blastomeren schon auf dem Achtzellenstadium, so daß bei diesem Seeigel von vornherein eine ganze Kugel von halber Größe gebildet wird.

entsteht durch normale Einstülpung eine symmetrische Gastrula (Fig. 75, *E*) und daraus ein vollständig symmetrischer Embryo (Fig. 75, *F*), der abgesehen von der Größe vollkommen einem normalen Embryo gleicht.

Driesch hat aus solchen Schütteleiern auch eine Reihe von Zwillingsbildungen erzogen. Diese stammen von Eiern, deren Blastomeren durch das Schütteln zwar aus ihrem physiologischen Zusammenhange herausgerissen, rein physisch aber zusammenhängend geblieben waren, sodaß

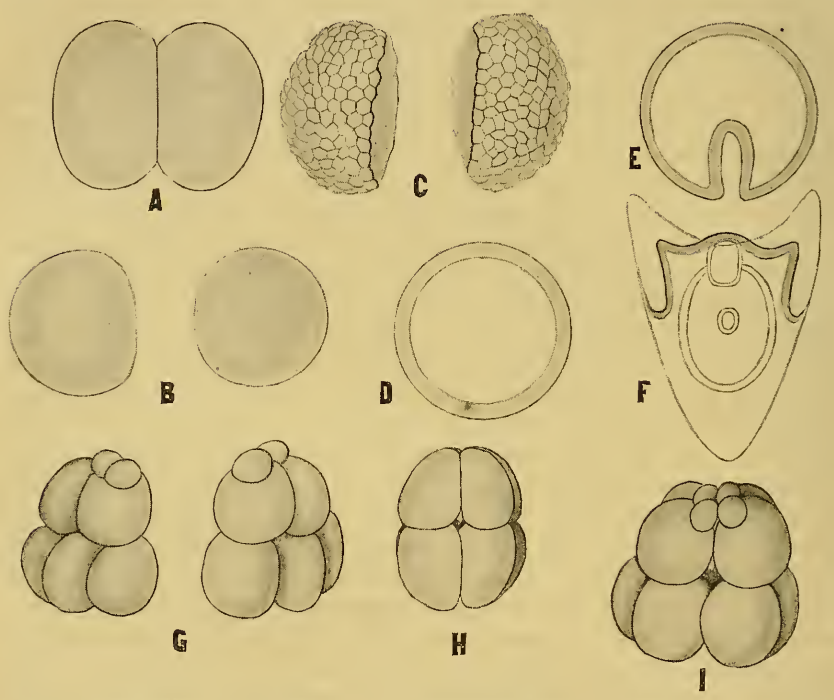


Fig. 75. Seeigeleier und Embryo. *A* Zweizellenstadium. *B* dasselbe mit isolierten Blastomeren. *G* zwei halbe Eier auf dem Sechzehnzellenstadium. *C* offene Halbblastula. *D* späteres Stadium. Geschlossene Blastula von halber Größe. *E* Gastrula von halber Größe. *F* Ganzpluteus von halber Größe. *H* ein Halbei im Sechszehnzellenstadium, das sich nach dem Typus eines ganzen Eies teilt (*Sphaerechinus*). *I* Ganzei auf dem Sechzehnzellenstadium.

jede einen kleinen Ganzembryo erzeugte, der mit dem anderen in mannigfachster Weise verbunden sein konnte.

Eine zweite Arbeit von Driesch, die im nächsten Jahre veröffentlicht wurde, hatte die Aufgabe zu erforschen, bis zu welchem Furchungsstadium eine selbständige Entwicklung der einzelnen Blastomeren möglich ist, d. h. er suchte zu finden, ob alle Furchungszellen einander gleichwertig seien. Wird eine der ersten vier Furchungszellen durch Schütteln von den übrigen getrennt, so furcht sie sich weiter,

meistens zuerst wie ein Viertelei, um sich dann früher oder später zu einer kleinen kugligen Blastula abzurunden. Eine große Anzahl dieser Blasteln entwickeln sich darüber hinaus nicht weiter, obgleich sie gesund aussehen und auch eine gewisse Zeit am Leben erhalten werden können. In einer Versuchsreihe erreichten nur 8 von 26 das Pluteusstadium mit typischem Magendarm und Kalkskelett. Aus diesen Experimenten zog Driesch den wichtigen Schluß, daß die einzelnen Furchungszellen totipotent wären, d. h. daß sie miteinander vertauscht werden könnten, ohne daß die normale Entwicklung des Embryos dadurch gestört wird. Eine ähnliche Ansicht hat er durch den Ausspruch ausgedrückt, daß die Lage einer Blastomere in ihrem Verhältnis zu den anderen darüber entscheide, was aus ihr werden soll. Wird sie in eine andere Position gebracht, so läßt sie einen anderen Teil des Organismus aus sich entstehen. Driesch drückt das ganz präzis mit folgenden Worten aus: »Die prospektive Bedeutung der einzelnen Blastomere ist eine Funktion ihrer Lage«.[1])

Im folgenden Jahre hat dann Driesch seine Versuche fortgesetzt. Sein Ziel war jetzt im Sechzehnzellenstadium die verschiedenen Zellgruppen zu isolieren, um zu sehen, ob die Zellen vom mikromeren (oder animalen) Pol auch nach ihrer Trennung von denen des entgegengesetzten (vegetativen) Pols noch imstande waren, einen Ganzembryo aus sich hervorgehen zu lassen usw. Die Eier wurden durch leichtes Schütteln kurz nach der Befruchtung membranlos gemacht, dann wurde das Sechzehnzellenstadium abgewartet und schließlich der Keim, wenn er dieses Stadium erreicht hatte, zerschüttelt. Nun wurden Zellhaufen, die nur aus Mikromeren bestanden, herausgefischt und isoliert gezüchtet. Aus diesen entstanden normale Ganzembryonen von geringerer Größe. Um Zellenhaufen ohne mikromere Elemente zu erhalten, wurde schon auf dem Achtzellenstadium zerschüttelt und dann solche Zellgruppen isoliert, an denen bei der nächsten Teilung keine Mikromeren auftraten. Auch aus solchen Zellhaufen konnten Ganzembryonen erzielt werden. Es sind also die Zellen beider Hemisphären imstande, Ganzembryonen zu bilden und selbst auf dem Sechzehnzellenstadium besitzen die verschiedenen Teile des Eies noch die Fähigkeit, alle Teile des Embryos aus sich hervorgehen zu lassen. Ich lege Wert darauf, festzustellen, daß alle diese Experimente nicht lehren, daß auch unter normalen Umständen, wenn die Entwicklung ungestört vor sich geht, die einzelnen Eier sich verschieden zu entwickeln pflegen und die verschiedenen Teile des Embryos bald aus diesen, bald aus jenen Teilen des Eies gebildet werden. Ich halte es im Gegenteil für höchst wahrscheinlich,

[1]) Etwas ganz Ähnliches hatte Hertwig bereits ein Jahr vorher gesagt, und noch früher (1878) Vöchting, wenn auch mit etwas anderen Worten: »Die jeweilig zu verrichtende Funktion einer (scilicet vegetativen) Zelle wird in erster Linie durch den morphologischen Ort bestimmt, den sie an der Lebenseinheit einnimmt.«

daß normalerweise immer ganz bestimmte Regionen des Eies ganz bestimmten Regionen des zukünftigen Embryos entsprechen. Die Versuche lehren nur, daß, wenn die Entwicklung gestört wird, jede Zelle, unbeschadet ihrer normalen prospektiven Bedeutung, die Potenz besitzt, auch jeden anderen Teil des Embryos zu bilden.

Im Anschlusse an diese Experimente diskutiert Driesch die Faktoren, welche die verschiedenen Hauptrichtungen des Embryos bereits am unbefruchteten oder eben befruchteten Ei bestimmen. Wenn alle Zellen aequipotent sind, welche Umstände bestimmen dann bei der normalen Entwicklung und bei der Entwicklung aus Bruchstücken die Hauptrichtungen des Embryos? Driesch nimmt an, daß das Ei eine polare Struktur hat, die sich bis in die kleinsten Teilchen des Protoplasmas erstreckt. Um die primäre Achse herum sind alle Teile gleich oder isotrop.[1] Der Ort der Entstehung der Mesenchymzellen und die Stelle, wo sich der Urdarm einstülpt, zwei Vorgänge, die sich an demselben Pol abspielen, werden durch diese Polarität des Protoplasmas bedingt. Die Symmetrieebene des Embryos kann in jede der unzähligen Meridionalebenen rund um die primäre Achse herum fallen; welche von diesen möglichen Ebenen schließlich gewählt wird, hängt von zufälligen Verschiedenheiten in der Struktur des Protoplasmas oder von äußeren Faktoren ab. In einer späteren Arbeit hat Driesch seine Ansicht geändert und nimmt an, daß das Protoplasma außer der primären Polarität noch eine bilateral-symmetrische Struktur besäße.

Die Entwicklung von isolierten Blastomeren des Amphioxuskeimes hat Wilson im Jahre 1893 untersucht. Er hat in allen wesentlichen Punkten übereinstimmende Resultate mit den Befunden beim Seeigel erhalten. Auf dem Zweizellenstadium und Vierzellenstadium isolierte Blastomeren entwickelten sich zu normalen Ganzembryonen, während sich die isolierten Blastomeren vom Achtzellenstadium nur bis zur Bildung einer Blastula weiter entwickelten. Die Blastomeren teilten sich nach der Isolierung meistenteils wie ein ganzes Ei, nicht wie ein Teil, mit Ausnahme der Einachtelblastomere, deren Furchung der des ganzen Eies zwar ähnlich aber allerdings nie ganz identisch mit ihr war. Aus unvollständig voneinander getrennten Furchungszellen entstanden Zwillinge und Vierlinge. Theoretisch stimmt Wilson der Hertwig-Drieschschen Anschauung über den Wert der einzelnen Furchungszellen zu, er hält sie gleichfalls für ursprünglich aequipotent und pflichtet Driesch auch darin bei, daß die prospektive Bedeutung jeder einzelnen Blastomere eine Funktion ihrer Lage im Ganzen sei. Er nimmt an, daß während der Furchung eine fortschreitende Differenzierung der einzelnen Zellen vor sich gehe, die auf dem Zweizellenstadium noch sehr geringfügig, auf dem Vierzellenstadium schon erheblicher und schließlich auf dem

---

[1]) Diese Meinung war bereits 1883 von Pflüger ausgesprochen worden.

Achtzellenstadium soweit vorgeschritten wäre, daß eine Rückkehr zum Differenzierungszustand des Eies nicht mehr möglich sei: »The ontogeny assumes more and more the character of a mosaic work as it goes forward.«

Loeb (1894) legte Seeigeleier in mit destilliertem Wasser verdünntes Seewasser. Die Eier quollen dann auf und sprengten ihre Hüllen, sodaß es an manchen Stellen zur Bildung von Extraovaten kam. Wenn nun ein Teil der zuerst gebildeten Furchungskerne in solch ein Extraovat austrat, pflegten sich zwei Embryonen zu bilden, einer aus dem Material, das in der Eihülle zurückgeblieben war, der andere aus dem Extraovat. Die beiden Embryonen hingen meistenteils miteinander zusammen. In manchen Fällen bildeten sich zwischen zwei bis acht voneinander getrennte Zellhaufen, von denen jeder sich zu einem Ganzembryo entwickelte.[1] Die Zahl der Zellen, aus welchen solch ein Viertelei- oder Halbeiembryo aufgebaut war, konnte damals noch nicht genau bestimmt werden. So war es nicht möglich die Frage zu entscheiden, ob die kleinen Embryonen dieselbe Zahl von entsprechend kleineren Zellen hätten, oder ob sie aus einer geringeren Anzahl von Zellen von der typischen Größe bestünden. Ich habe dann im Jahre 1895 festgestellt, daß die Halbeiblastula nur die Hälfte der Zellen der Ganzeiblastula besitzt und dementsprechend auch in den späteren Stadien die Halbeiembryonen immer nur aus halb soviel Zellen zusammengesetzt sind wie die Ganzeiembryonen. Eine Einviertelblastomere bildet also zwar nur ein Viertel der normalen Zellzahl, kann sich aber trotzdem zu einem Ganzembryo entwickeln. Die Einachtelblastomere bildet natürlich nur den achten Teil der Zellen. Diese bringen es im allgemeinen nur bis zur Bildung einer Blastula. Nur gelegentlich entwickelt sich einmal aus einer Einachtelblastomere eine Gastrula und vielleicht auch noch ein ganz junger Pluteus.

Es wurden dann auch die aus kernhaltigen Eifragmenten hervorgegangenen Larven daraufhin untersucht, ob sie gleichfalls eine geringere Zahl von Zellen von normaler Größe bildeten und zwar im Verhältnis zu ihrer eigenen Größe. Die Sache liegt nämlich hier etwas anders als im vorhergehenden Fall, denn das Eifragment besitzt ja noch den ungeteilten weiblichen Vorkern. Die Frage lautet also so: Ist für den Eikern eine ganz bestimmte Anzahl von Furchungen vorgeschrieben oder wird die Anzahl der Teilungen durch die Menge des vorhandenen Protoplasmas bestimmt? Es ergab sich, daß die Anzahl der Zellen, die jedes der eben beschriebenen Eifragmente bilden kann, proportional der ursprünglichen Größe des betreffenden Eifragmentes ist. Mit anderen Worten, die Größe der Zellen ist bei jeder Spezies

[1] Ob wirklich aus weniger als einem viertel oder gar weniger als einem achtel Ei sich noch normale Plutei entwickeln können, geht aus Loebs Angaben nicht mit Sicherheit hervor und ist auch an und für sich höchst unwahrscheinlich.

für jedes einzelne Organ gesetzmäßig festgelegt, und ebenso die Anzahl der Zellen im Verhältnis zur Größe des gesamten Organs. Die Versuche lehren also, daß, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, die Anzahl der Zellteilungen mehr vom Protoplasma als vom Kern reguliert wird.

Eine genauere Untersuchung über die Anzahl der Zellen, die bei diesen kleineren Teillarven bei der Bildung des Urdarms eingestülpt wurden, erbrachte die überraschende Tatsache, daß oft mehr Zellen zu diesem Zweck verwandt werden, als der oben formierten Regel entsprechen. Eine Normalblastula von *Sphärechinus granularis* enthält durchschnittlich 500 Zellen, von welchen ein Zehntel, also zirka 50 Zellen zur Bildung des Urdarms verwendet werden. Die Einhalb- und Einvierteleiembryonen sowie einige kleinere Individuen, die aus Eibruchstücken entstanden waren, schienen mir hier und da oft mehr als ein Zehntel ihrer Zellen einzustülpen. 1900 hat Driesch diese Frage nachgeprüft und kam seinerseits zu der Überzeugung, daß doch wohl auch in diesen Fällen die proportional richtige Zahl von Zellen eingestülpt würde. Um diesen Widerspruch zwischen meiner früheren und der jetzigen Drieschschen Behauptung aufzuklären, habe ich die Frage noch einmal auf Grund eines reichhaltigen Materiales aufgenommen. Da zeigte sich denn, daß wir im Grunde alle beide Recht gehabt haben. Die Anzahl der Zellen, die eingestülpt wird, hängt nämlich auch von dem Zeitpunkt ab, zu welchem die Eier gastrulieren. Diejenigen Halb- und Viertelelembryonen, die zur selben Zeit oder nur wenig später als die normalen Embryonen gastrulieren, stülpen auch nur die Hälfte bzw. ein Viertel der Zellen ein, wie die Ganzembryonen. Diejenigen Teileier, deren Gastrulation, wie das meist der Fall ist, verzögert wird, stülpen eine größere Anzahl von Zellen ein als der Hälfte bzw. dem Viertel derjenigen Zellzahl entspricht, die normalerweise im Beginn der Gastrulation eingestülpt werden. Es liegt dies daran, daß während der Zeit, wo die Entwicklung stillsteht, die kleinen Teilblasteln ihre Zellzahl zwar langsam aber doch kontinuierlich vergrößern.

Im Jahre 1895 hat Driesch gefunden, daß auch Bruchstücke der Blastulawand vom Seeigel, wenn sie nur groß genug sind, imstande sind, eine Gastrula und einen Ganzembryo zu bilden. Eine Volumenzunahme derartiger Teilstücke tritt nach meinen Befunden wenigstens für den Fall, daß die Operation am Ende der Furchung vorgenommen wurde, nicht ein. Der neue Embryo baut sich also ausschließlich aus denjenigen Zellen auf, die vor der Operation bereits vorhanden waren. Hier kann also von Dingen à la Postgeneration, mittels welcher neue Zellen an der offenen Seite gebildet werden, wie das Roux für das Froschei behauptet, schon gar keine Rede sein. Daraus, daß sich beliebige Stücke der Blastulawand vom Seeigel, wenn sie nur groß genug sind, zu Ganzembryonen umbilden können, erkennen wir, daß die Un-

fähigkeit mancher Viertel- und der meisten Achtelblastomeren sich weiter zu entwickeln, nur ihrer zu geringen Größe zugeschrieben werden darf und nicht etwa dadurch bedingt wird, daß sich schon während der ersten Furchungsstadien ganz typisch-spezifische Differenzen herausgebildet haben, welche den Viertel- bzw. Achtelblastomeren die Fähigkeit zur Ganzentwicklung rauben.

Eine Reihe neuer Versuche von Driesch aus dem Jahre 1900 über die Entwicklung isolierter Blastomeren des Seeigelkeimes hat uns ganz genau darüber orientiert, wie weit die Fähigkeit der einzelnen Blastomeren, Ganzembryonen zu bilden, geht und welche verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten in den verschiedenen Teilen des Eies vorhanden sind. Mittels einer von Herbst im Jahre 1900 entdeckten Methode ist es möglich geworden, die Blastomeren leichter und mit mehr Auswahl isolieren zu können als mittels der Schüttelmethode. Diese Methode gestattet, ganz nach Belieben isolierte Zellen in jedem gewünschten Stadium zu erhalten. Die Eier werden sofort nach der Befruchtung durch leichtes Schütteln membranlos gemacht. Dann werden sie in kalkfreies Seewasser gebracht, in welchem die Entwicklung zwar ungestört weiter geht, der Zusammenhang der einzelnen Blastomeren aber merkwürdigerweise so locker wird, daß der Zellverband bei der geringsten Berührung auseinanderfällt. Man fischt dann mit einer feinen Pipette diejenigen Blastomeren oder Blastomerengruppen, die sich in dem gewünschten Furchungsstadium befinden, isoliert heraus, und bringt sie in normales Seewasser, in welchem der Zellverband dann wieder fest wird und die Entwicklung ungestört weiter geht.

Mit Hilfe dieser Methode bestätigte Driesch seine alten Befunde nunmehr ganz exakt, daß nämlich Einhalb- und Einviertelblastomeren normale Gastrulen und Larven zu bilden pflegen und daß auch Einachtelblastomeren, sowohl vom vegetativen wie vom animalen Pol, sich in vielen Fällen zu Gastrulen und selbst noch zu jungen Larven, sogar mit Skelettrudimenten entwickeln können. Indessen verhalten sich die Einachtelblastomeren vom vegetativen Pol doch etwas anders als die vom animalen. Es sterben mehr Abkömmlinge von Einachtelblastomeren des animalen Pols vor Erreichung des Gastrulazustandes ab als solche des vegetativen, doch ist der Prozentsatz der überlebenden animalen, die sich zu richtigen Gastrulen entwickeln, größer, als der der überlebenden vegetativen. Das Protoplasma dieser animalen Einachtellarven ist immer etwas getrübter, als das der vegetativen. Die animalen Einachtelblastomeren erreichen also in der Regel ein höheres Entwicklungsstadium als die vegetativen, die Abkömmlinge der Einachtelblastomeren vom vegetativen Pol vertragen dafür die Isolierung selbst, wie gesagt, besser, ihr Protoplasma ist heller. Oft bilden sie langlebende Dauerblasteln mit langen Cilien. Aus solchen Blasteln entstehen manchmal auch mesenchymlose Gastrulae. Diese Befunde lehren, daß zwar so-

wohl die animalen wie die vegetativen Einachtelblastomeren an und für sich die Potenz haben, ganze Larven zu bilden, daß aber doch gewisse Unterschiede in dem Verhalten der beiden zutage treten. Wir werden diese Tatsache so deuten müssen, daß die Kerne der beiden verschiedenen Zellarten als aequipotent anzusehen, daß dagegen in ihrem Protoplasma gewisse typische Verschiedenheiten vorhanden sind. Diese Unterschiede sind nicht so bedeutend, daß sie sich in jedem einzelnen Organ der Larven manifestieren müssen, doch kann man einer Einachtellarve immer ansehen, ob sie von einer Blastomere, vom animalen oder vegetativen Pol stammt. Wahrscheinlich entspricht der sogenannte animale (oder Mikromeren-)Pol derjenigen Stelle, an welcher normalerweise die erste Einstülpung stattfindet. Aus diesem Grunde gastrulieren wohl auch Einachtelblasteln, die dieser Hemisphäre entstammen, rascher, und in verhältnismäßig größerer Zahl als solche vom entgegengesetzten Pol. Die vegetative Hemisphäre ist diejenige, aus der normalerweise das Ektoderm gebildet wird. Das ist wahrscheinlich der Grund dafür, daß das Protoplasma der vegetativen Einachtelembryonen klarer ist, daß derartige Blasteln oft unfähig sind, zu gastrulieren und Dauerblasteln mit ganz langen Wimpern bilden, und daß endlich, wenn sie schon gastrulieren, ihnen so oft das Mesenchym fehlt. Die Zahl der Zellen, die bei den Partiallarven zur Mesenchymbildung verwandt werden, ist nach Driesch proportional der Gesamtzellzahl, und ebenso die Zahl der Zellen des Urdarms.[1])

Die kleinsten Blastomeren, die eventuell noch gastrulieren können, sind die Einsechzehntelblastomeren. Von 139 beobachteten Fällen haben allerdings nur 31 echte Gastreln, und 5 Exogastreln gebildet (d. h. solche, die den Urdarm statt nach innen nach außen vorgestülpt hatten). 103 waren Blasteln mit langen Wimpern geblieben. Aus Einzweiunddreißigstelzellen sind niemals Gastreln entstanden.

Im Jahre 1895 hat Driesch eine weitere Reihe Untersuchungen über die prospektiven Potenzen der verschiedenen Zonen der Blastula und Gastrula von Sphärechinus, Echinus und Asterias angestellt. Schneidet man eine Blastula vor der Entwicklung der Mesenchymzellen in zwei Teile, so können beide Teile das Gastrula- und Larvenstadium erreichen. Wenn eine große Anzahl von Blasteln wahllos zerschnitten wird, so kann man mit großer Wahrscheinlichkeit darauf rechnen, daß eine gewisse Anzahl von Bruchstücken immer vom animalen, andere aber vom vegetativen Pol stammen. Da nun die Resultate immer die gleichen sind, so darf man schließen, daß sämtliche Gegenden einer Blastula fähig sind, einen ganzen Embryo zu produzieren, daß also die Verteilung der Potenzen innerhalb der Blastula dieselben sind, wie in

[1]) Gleichwohl scheint es mir, als ob in Drieschs Figuren der Urdarm verhältnismäßig zu groß ist.

den einzelnen Blastomeren. Oder, um mit den Worten Drieschs zu sprechen, die Blastula ist ein harmonisch-äquipotentielles System. Anders werden die Resultate jedoch, wenn die Operation kurz vor Bildung des Archenterons vorgenommen wird (Fig. 76, *A*). Diejenige Hälfte, welche die Einstülpungszone des Archenterons enthält, ist auch dann noch imstande, eine Gastrula und einen Pluteus zu bilden (Fig. 76, *A*, untere Reihe). Diejenige Hälfte jedoch, welche nur die der Einstülpungszone gegenüberliegende Seite der Blastulawand enthält (Fig. 76, *A*, obere Reihe), kann nur in Ausnahmefällen gastrulieren, und dann auch meistens noch anormal.[1]) In mehr als der Hälfte der Fälle findet jedoch keinerlei Gastrulation statt. Die Stücke bleiben noch eine Woche oder selbst noch länger am Leben, bilden auch den typischen Wimperkranz mit einem Mund in der Mitte, ein neues Archenteron vermögen sie jedoch nicht zu produzieren. Diese wichtigen Befunde lehren also, daß nach Bildung von Mesenchym und Urdarm an dem einen Pol die Zellen der gegenüberliegenden Blastulawand der Potenzen verlustig gehen, die sie kurz vorher in einem etwas jüngeren Stadium noch besessen haben. Ob dies eine direkte Folge der Urdarmbildung ist, oder ob der Zusammenhang nur ein zufälliger und durch andere Faktoren bedingt ist, kann durch das Experiment nicht entschieden werden. Bemerkenswert ist immerhin, daß diese kleinen rein ektodermalen Blasteln noch die gesamten typischen ektodermalen Organe, wie Wimperkranz und Mund, bilden können, und daß besonders der Wimperkranz genau die für die betreffenden Spezies charakteristischen Merkmale hat.

Nach Boveris neuesten Versuchen soll etwa die Hälfte der Blastulawand bei der Urdarmbildung eingestülpt werden (1902). Auf Grund genauer Zählung der eingestülpten Zellen muß ich diese Behauptung jedoch bestreiten.

Driesch hat seine Versuche dann, wie gesagt, auch noch auf spätere Entwicklungsstadien der betreffenden Formen ausgedehnt. Am Ende der normalen Gastrulationsperiode vom Seestern bilden sich an der inneren Spitze des Urdarms zwei Ausstülpungen oder Taschen, die sich späterhin abschnüren und die Cölomhöhlen und das Wassergefäßsystem bilden. Schneidet man nun die Gastrula kurz vor der Anlage dieser Ausstülpungen so in zwei Teile, daß die innere Spitze des Urdarms, also dasjenige Material, aus dem die beiden Taschen sich entwickeln sollen, mit abgeschnitten wird (Fig. 76, *C*), so kann die Halbkugel, die den restlichen Teil des Urdarms enthält, sich zu einer neuen Kugel abschließen. Auch die inneren Enden des Urdarmes heilen wieder zusammen und bilden zwei neue Urdarmtaschen (Fig. 76, *C*).

[1]) Driesch meint, daß es sich hier um solche Fälle handelt, wo der Schnitt schief gegangen ist, so daß die Bruchstücke noch einen Teil der Urdarmbildungszone enthalten.

Die beiden Taschen stammen dann also aus einem Teil der Urdarmwandung, wo normalerweise keine Ausstülpungen angelegt werden.

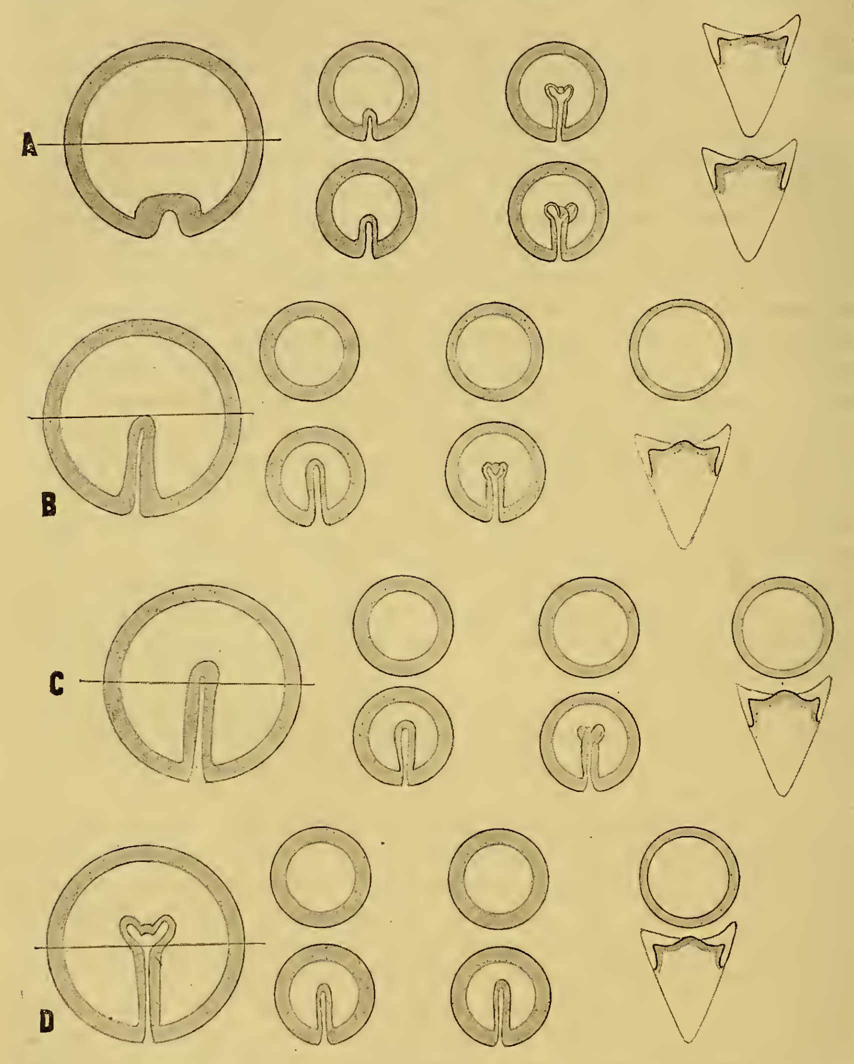


Fig. 76. *A* eine Blastula vom Seeigel im Beginn der Gastrulation, längs der Linie in zwei Teile geschnitten. Die beiden Reihen rechts zeigen die Entwicklung der oberen und unteren Hälfte (ebenso in *B*, *C* und *D*). *B* Ältere Gastrula in gleicher Weise behandelt. *C* dasselbe am Schluß der Gastrulation. *D* dasselbe nach Bildung der Entodermaltaschen.

Macht man dasselbe Experiment in einem späteren Stadium, nachdem die Taschen bereits vorhanden sind (Fig. 76, *D*, untere Reihe), so

bildet sich zwar eine neue Kugel, die inneren Enden des Urdarmes heilen auch zusammen, doch können neue Urdarmtaschen nicht gebildet werden. Wir sehen also, daß, wenn der Urdarm die Cölomtaschen einmal gebildet hat, er die Fähigkeit, weitere zu bilden, verliert, obgleich in einem früheren Stadium diese Potenz nicht etwa nur auf eine bestimmte Stelle beschränkt, sondern in der gesamten Wand des Urdarms vorhanden war. Es ist natürlich a priori höchst wahrscheinlich, daß diese Beschränkung der Potenzen direkt eine Folge der Urdarmtaschenbildung ist, immerhin kann auch die Möglichkeit nicht von der Hand gewiesen werden, daß schließlich noch andere Faktoren dabei mit im Spiele sind.

Infolge gewisser Schädigungen der Eier treten beim Seeigelei oft statt der normalen, zweipoligen Mitosen drei- und vierpolige auf, so daß die Eier bei der ersten Furchung nicht wie normal in zwei, sondern in drei bis vier Blastomeren zerfallen. Die Entwicklung von isolierten Blastomeren solch anormaler Eier hat Boveri zum Gegenstand einer sehr interessanten Untersuchung gemacht. Der Grund für diesen außergewöhnlichen Furchungsmodus liegt in einer Überbefruchtung des Eies, d. h. es sind zwei oder mehr Spermatozoen zu gleicher Zeit in das Ei eingedrungen. Der Ablauf der Furchung in solchen Fällen ist von Driesch 1892 und von mir 1895 untersucht worden. Teilt sich das Ei auf einmal in vier Blastomeren, so nimmt die Furchung in der Folge genau denselben Gang wie unter normalen Verhältnissen; nur sind in jedem Stadium doppelt so viele Zellen vorhanden. Teilt sich das Ei auf einmal in drei Blastomeren, so laufen die folgenden Teilungen gleichfalls nach dem normalen Schema ab, nur sind immer anderthalbmal so viel Zellen vorhanden. Diese Befunde geben uns übrigens auch eine Reihe wichtiger Aufschlüsse über Wesen und Bedeutung der Furchung. Doch geht uns diese Seite der Frage hier vorläufig nichts an. Wichtiger sind für uns hier die Kernverhältnisse. Ein doppelt befruchtetes Ei besitzt zwei männliche und einen weiblichen Vorkern, die sich im Zentrum des Eies vereinigen. Um diese haben sich drei oder vier Centrosomen in gleicher Entfernung und in derselben Ebene, das heißt rechtwinklig zur primären Achse, aufgestellt. Wenn die Chromosomen sich nun teilen, werden sie von drei bzw. vier Attraktionszentren angezogen, und dementsprechend teilt sich auch das Protoplasma auf einmal in drei oder vier Teile. Eine Betrachtung der mitotischen Figuren zur Zeit der Tochtersternbildung zeigt nun, daß die Chromosomen in ganz ungleicher Weise auf die vier Zentren verteilt werden können. so daß auf die eine Blastomere mehr, auf die andere weniger als die normale Chromosomenzahl entfällt. Mittels der Herbstschen Methode mit kalkfreiem Seewasser, konnte nun Boveri die drei bzw. vier Blastomeren isolieren und in jedem Ei ihre individuelle Entwicklung verfolgen. Leider starben die meisten dieser Blastomeren

schon im Blastulazustande. Nur ein kleiner Teil brachte es zu Gastrulen, und noch weniger zu Pluteis. Im allgemeinen entwickelten sich mehr Gastrulen und Plutei aus isolierten Blastomeren von primärer Dreifachteilung, als aus solchen von primärer Vierfachteilung. Durch eine eingehende Analyse dieser Befunde hat Boveri die Faktoren zu erforschen gesucht, welche die geringere Entwicklungsfähigkeit der isosierten Blastomeren, die aus Eiern mit mehrpoligen Mitosen herstammen, verschulden. Auf Protoplasmaunterschieden kann dies nicht beruhen, das liegt klar auf der Hand. Auch das Vorhandensein von zu viel oder zu wenig Chromosomen kann rein quantitativ betrachtet die Ursache nicht sein, da die Entwicklung monospermer Eier gelehrt hat, daß die Zahl der Chromosomen auch normalerweise innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwanken kann. Auch auf die ungleichmäßige Verteilung des Chromatins in den einzelnen Abkömmlingen dieser isolierten Blastomeren kann das Resultat nicht zurückzuführen sein, da Boveri bei einigen Embryonen, die sich aus ganzen, mehrpoligen Eiern entwickelt hatten, gefunden hatte, daß die Entwicklung selbst dann noch annähernd normal vor sich gehen kann, wenn die Kerne der einzelnen Zellen der Blastula eine verschiedene Chromatinmenge besitzen.

Da alle diese Möglichkeiten also auszuschließen sind, so kommt Boveri zu dem Schluß, daß für die normale Entwicklung eine gewisse »Chromosomenkonstellation« notwendig sei. Seiner Meinung nach könnte man sich die Sache am besten so erklären, daß man annimmt, die einzelnen Chromosomenindividuen seien unter sich nicht gleichwertig, sondern jedes enthielt v e r s c h i e d e n e »Anlagen« für die verschiedenen Teile des zukünftigen Embryos. Wenn nun einer Blastomere Chromosomen einer ganz bestimmten Art fehlen, ist ihre Weiterentwicklung von einem bestimmten Stadium an unmöglich, und ebenso ist die Entwicklung wahrscheinlich wesentlich gestört, wenn zu viel Chromosomen derselben Art in einer Zelle vorhanden sind.

Gegen diese Ausführungen habe ich folgende Einwendungen zu machen.

1. Die ungleiche, quantitative Verteilung der Chromosomen in den verschiedenen Gegenden einer Blastula kann sehr wohl ein Entwicklungshindernis sein, das geht schon daraus hervor, daß auch die ganzen, primär drei- oder vierfach geteilten Eier sich so sehr selten zu normalen Individuen entwickeln. Boveris Angabe, daß er vier Plutei gefunden habe, die Zellen mit ungleicher Chromosomenzahl besessen hätten, widerlegt diese Annahme nicht hinreichend. Sie zeigt nur, daß die Entwicklung in seltenen Fällen auch t r o t z dieses Hindernisses erfolgen kann. Wird nun durch die Isolierung die Entwicklung noch mehr erschwert, (siehe auch den vierten Einwand weiter unten), dann summieren sich die beiden Entwicklungshindernisse, so daß die Eindrittel- und Einviertelblastomeren also mit doppelten Schwierigkeiten

zu kämpfen haben. Boveris Argumente sprechen also ebenso für wie gegen seine Ansicht.

2. Wir wissen, daß die einzelnen Organe sowohl beim Seeigel als auch bei anderen Formen eine gewisse Selbständigkeit der Entwicklung besitzen. Wenn also die Entwicklung des Embryos durch das Fehlen einer bestimmten Art von Chromosomen verschuldet wäre, würden sich in solchen Fällen doch wenigstens einige Organe bilden; statt dessen wird aber die ganze Entwicklung sistiert.

3. Auch kernlose, monosperm befruchtete Eifragmente und ebenso fakultativ parthenogenetische Eier erwachsen zu einem normalen Embryo, trotzdem sich das Chromatin hier nicht, wie Delarges behauptet, vor Beginn der Entwicklung verdoppelt. Daraus folgt unmittelbar, daß sowohl das Spermatozoon, sowie das Ei die notwendige »Chromosomenkonstellation« besitzen muß, und daß das befruchtete Ei diese Doppelanlage gleichsam zu einer einzigen zusammenschweißen muß. Aus diesem Grunde scheint es a priori sehr unwahrscheinlich, daß die normale Entwicklung isolierter Eindrittel- bzw. Einviertelblastomeren dadurch vereitelt werden sollte, daß sie mehr als die notwendige Chromosomenzahl enthalten.

4. Auch normale Einhalbblastomeren erreichen oft das Gastrulastadium nicht, und bei den normalen Einviertelblastomeren ist dieser Prozentsatz noch größer. Es werden also Boveris Eindrittel- und Einviertelblastomeren offenbar auch durch dieselben Ursachen in ihrer Entwicklung gehindert, welche die Entwicklung isolierter Blastomeren normaler Eier hemmen. Bei diesen kann aber das Entwicklungshindernis sicher nicht in der Abwesenheit ganz bestimmter Chromosomenkonstellationen gesucht werden.

Diese und eine Reihe anderer Einwendungen, die sich ganz von selbst ergeben, mögen uns warnen, eine Hypothese, welche per exclusionem gewonnen ist, zu früh anzunehmen, wenn sie auch auf den ersten Blick allen möglichen Einwänden gerecht zu werden scheint.

In der Absicht, die Experimente am Seeigel- und Froschei möglichst zusammenhängend zu berichten, haben wir eine Reihe von Versuchen an anderen Tieren vorderhand übergehen müssen. Der Besprechung dieser Befunde wollen wir uns jetzt zuwenden.

Bei den Medusen hat Zoja (1894/1895) konstatiert, daß isolierte Blastomeren gleichfalls Ganzlarven von geringer Größe bilden können.[1] Bei einer Form Liriope bildet sich normalerweise das Entoderm durch Delamination auf dem Sechzehnzellenstadium, und zwar so, daß jede Zelle der Blastulawand sich in einen inneren und einen äußeren Komponenten teilt. Merkwürdigerweise findet diese Delamination bei den

---

[1]) Auch bei den Hydractinien bilden, wie Bunting (1894) gefunden hat, isolierte Blastomeren ganze Embryonen.

Halbeiblastulen dieses Tieres auch erst auf dem Sechzehnzellenstadium statt, und nicht, wie man erwarten sollte, schon auf dem Achtzellenstadium. Es haben also die Halbeilarven bei dieser Form dieselbe Anzahl von Zellen von halber Größe, wie die Ganzeilarven desselben Stadiums. Bei anderen Spezies entwickelt sich das Entoderm der Halbeilarven in Übereinstimmung mit unseren sonstigen Befunden schon, wenn sie die Hälfte der Zellen gebildet haben, wie die ganzen Larven bei der Entodermbildung besitzen. Bei der Meduse Aegineta hat Maass (1902) einen sehr hübschen Befund gemacht. Die dritte Furche teilt die Eier nämlich manchmal in vier kleinere animale und vier kleinere vegetative Zellen, während in der Hälfte der Fälle etwa animale und vegetative Zellen gleich groß ausfallen. Isoliert man nun in jenem Falle die vier animalen Zellen von den vier vegetativen, so können sie keine Larven bilden, während sie in diesem Falle dazu fähig sind. Maass deutet das so, daß die animalen Zellen, wenn sie zu klein werden, kein entodermales Protoplasma mehr enthalten und sich darum über das Blastulastadium hinaus nicht weiter entwickeln können.

Bei den Eiern der Knochenfische liegen ganz andere Verhältnisse vor wie bei den Eiern der eben beschriebenen Tiere. Bekanntlich ist hier das Bildungsplasma, aus dem der Embryo entsteht, auf eine kleine Zone, die sogenannte Keimscheibe, auf dem einen Pol des Eies beschränkt. Nachdem die Keimscheibe abgefurcht ist, wächst das Blastoderm über den Dotter herüber und zu gleicher Zeit bildet sich auf einem Meridian der Embryo.

Ich habe 1895 einige Experimente an den Eiern von *Fundulus heteroclitus* ausgeführt. Zerstört man eine der beiden ersten Blastomeren des Funduluseies, so bildet die andere einen ganzen Embryo. Selbst wenn man drei der ersten vier Blastomeren zerstört, kann die zurückgebliebene doch noch einen ganzen Embryo von geringerer Größe erzeugen. Das Problem ist in diesem Falle ein ganz anderes, als die eben beschriebenen, da ja die ganze Dotterkugel an der überlebenden Blastomere haften bleibt und von Zellen bedeckt wird, die Abkömmlinge dieser Blastomere sind. Der kleinere Embryo liegt dann auf einem Dotter von normaler Größe.[1])

Über Wilsons Untersuchungen am Amphioxusei haben wir schon gelegentlich der Experimente am Seeigelei gesprochen. Ich habe die Experimente 1896 nachgeprüft und bin im großen und ganzen zu denselben Resultaten gelangt wie Wilson. Die Halbeilarve wird, wie vorauszusehen war, von der Hälfte der normalen Zellzahl aufgebaut, die Einvierteleilarve vom Viertel.

---

[1]) Wenn es gelingt, den Dotter zum Teil abzulassen, ohne das Entoderm zu verletzen, so wird zwar der Typus der Furchung etwas verändert, doch entwickelt sich ein normaler Ganzembryo auf der kleineren Dotterkugel.

In allen bisher besprochenen Fällen entwickelte sich aus den isolierten Blastomeren zum Schluß immer ein Ganzembryo, wenn auch die Furchung oft einer Halbeifurchung entsprach. Bei anderen Spezies ist es indessen bis jetzt noch nie gelungen, aus isolierten Blastomeren Ganzembryonen zu züchten. Cuhn hat schon 1892 gefunden, daß

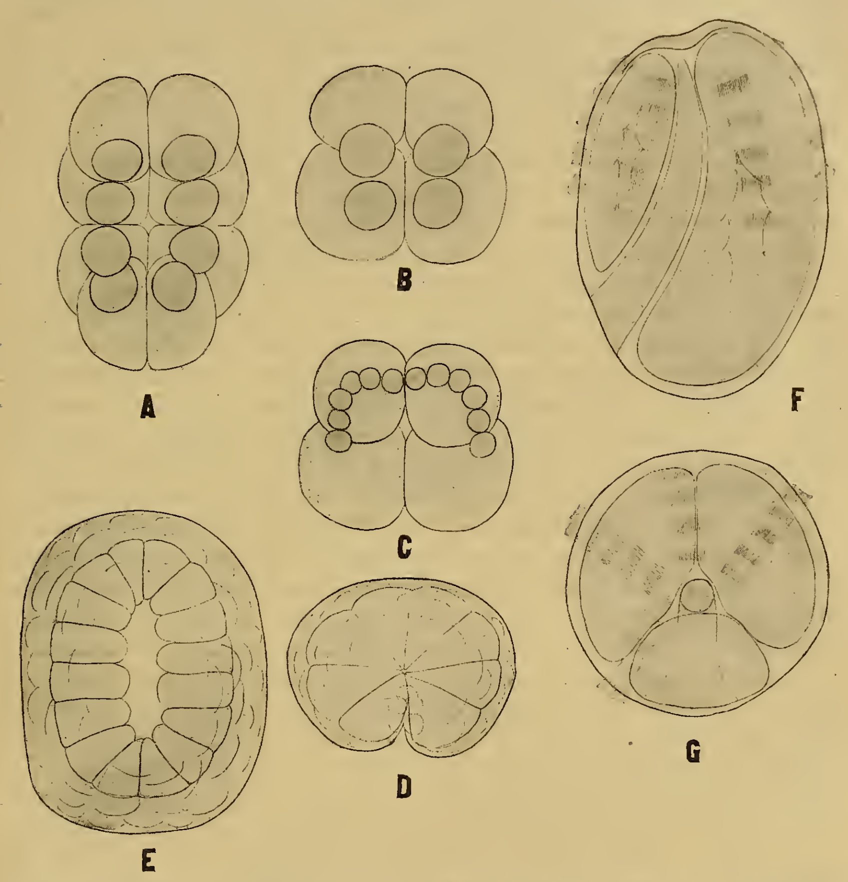


Fig. 77. Ctenophorenei und Embryo. *A* normales Sechzehnzellenstadium. *B* ein Halbei-Sechzehnzellenstadium. *C* ein späteres Halbfurchungsstadium. *D* späterer Halbembryo. *E* korrespondierender Ganzembryo. *F* Halbembryo von der Seite gesehen. *G* derselbe vom Sinnespol aus. In *F* und *G* sind vier Reihen von Wimperplättchen, drei Entodermaltaschen und ein ektodermaler Mund vorhanden.

isolierte Einhalbblastomeren vom Ctenophorenei Halbembryonen erzeugen. Er hat dann aus einer Anzahl unvollständiger Embryonen, die er nach sehr stürmischem Wetter im Plankton fand, und die mehr als Halblarven waren, geschlossen, daß solche Halblarven ihre fehlenden Teile nach und nach regenerieren könnten. Driesch und

Morgan haben 1895 die Entwicklung isolierter Blastomeren an einer anderen Ctenophorenart, *Beroe ovata*, untersucht. Nach ihren Befunden teilen sich isolierte Einhalbblastomeren genau wie ein ganzes Ei, (Fig. 77, *A*, *B*, *C*). Doch entstehen aus ihnen immer nur Halbbildungen, wenn auch das Ektoderm das gesamte Ei zu überwachsen pflegt (Fig. 77, *D*). Die Einstülpung des Ektoderms, durch welche der Mund gebildet wird, findet beim Ganzembryo direkt am unteren Pol, beim Halbembryo etwas seitlich davon statt (Fig. 77, *F*, *G*). Sie senkt sich in die entodermalen Dottermassen hinein und liegt also nicht zentral, sondern lateral. Beim normalen Embryo bilden sich in den entodermalen Dottermassen im Innern des Eies vier sogenannte Entodermaltaschen, die in das innere Ende des ektodermalen Mundes münden und sich symmetrisch um denselben gruppieren. Beim Halbembryo werden nur zwei solche normal große Taschen gebildet, und dann noch eine kleinere dritte, und zwar an der Seite des Mundes, die der Peripherie am nächsten liegt (Fig. 77, *F*, *G*). Der Embryo ist infolge der Anwesenheit dieses dritten Sackes also doch etwas mehr als nur ein Halbembryo. Der normale Ctenophorenembryo besitzt acht meridionale Reihen von Wimperbürsten, die sogenannten Rippen (daher der Name Rippenqualle). Sie liegen symmetrisch zueinander und konvergieren nach dem Scheitel zu gegen ein dort befindliches Sinnesorgan. Bei den Einhalblarven finden wir immer nur vier solcher Rippen, die nicht gleichmäßig über das Ei verteilt sind, so daß oft an einer Stelle die Rippen weiter auseinanderstehen als an der anderen (Fig. 77, *G*). Außerdem liegt auch das Sinnesorgan sehr oft exzentrisch, das heißt mehr nach der Seite zu, wo die andere Blastomere fehlt.

Auch Einviertelblastomeren furchen sich wie ein ganzes Ei. Der Mund liegt bei den Einvierteleiembryonen natürlich gleichfalls exzentrisch, sie besitzen zwei Entodermaltaschen, aber auch nur zwei Reihen von Rippen. Derartige Embryonen müßte man also eigentlich als Viertelembryonen ansprechen, nur besitzen sie zwei Entodermaltaschen statt einer und sind deshalb wohl mehr als nur Viertelgebilde.

In einem zweiten Teil der Arbeit beschäftigen sich Driesch und Morgan mit der theoretischen Deutung ihrer Befunde. Bei dieser Gelegenheit erwähnen sie auch noch ein anderes Experiment, das sie angestellt haben. Es wurden nämlich befruchtete, aber noch ungefurchte Eier mittels feiner Scheren in Stücke geschnitten. Dann erzeugt dasjenige Bruchstück, das den Kern enthält, einen Embryo. Die Furchung geht in der Regel nach dem Schema der Halbeifurchung vor sich. Es bildet sich dann ein vollständiger Embryo aber mit weniger Rippen und weniger Entodermaltaschen wie normal und mit exzentrischem Mund, also ein Embryo, der in jeder Beziehung den Halbeiembryonen von isolierten Blastomeren ähnelt. Es sei ausdrücklich darauf aufmerk-

sam gemacht, daß diese Ähnlichkeit vorhanden ist, trotzdem die Kerne der bzw. Stammzellen ganz verschiedenwertige sind. Im letzteren Falle besitzt das Eifragment ja den vollständig ungeteilten Furchungskern, während die isolierten Blastomeren Kerne enthalten, die schon gefurcht und also nur die Hälfte des ursprünglichen Kernmaterials darstellen. Aus dieser Tatsache geht hervor, daß derjenige Faktor, der die Bildung eines vollständigen Ganzembryos verhindert, im Protoplasma und nicht im Kern liegen muß, was Driesch und Morgan auch ausdrücklich betonen. In ein oder zwei Fällen teilten sich die kernhaltigen Eifragmente nach demselben Schema wie ganze Eier, nur daß die Blastomeren etwas kleiner waren. In diesem Falle entwickelte sich ein Ganzembryo von geringerer Größe; hier müssen wir also annehmen, daß es dem Protoplasma möglich gewesen ist, sich in geeigneter Weise zu einer neuen Einheit umzuordnen.[1])

Crampton hat 1896 bei der Schnecke *Ilyanassa obsoleta* gefunden, daß, wenn von dem sich furchenden Keime eine Blastomere abgetötet wird, der Rest sich so weiter furcht, als ob die entfernte Zelle noch vorhanden wäre. Wenn dann der Embryo fertig ist, fehlen ihm diejenigen Organe, die normalerweise aus der abgetöteten Blastomere entstanden wären. Ein noch bemerkenswerterer Befund ist aber, daß, wenn bei demselben Tiere der Dottersack, also ein kernloser Eibestandteil, entfernt wird, der Embryo kein Mesenchym bildet. Diese Befunde entsprechen vollständig denen beim Ctenophorenei.

1900 hat Fischel die Untersuchungen am Ctenophorenei wieder aufgenommen. Im allgemeinen bestätigt er nur die Resultate von Driesch und Morgan, doch hat er noch ein neues sehr interessantes Experiment hinzugefügt. Es gelang ihm nämlich, die einzelnen Furchungszellen zu verschieben und an Stellen zu bringen, wo sie nicht hingehören. Die Embryonen, die sich dann bildeten, hatten dann gewisse Organe, wie Rippen, und das Sinnesorgan an ganz ungewöhnlichen Stellen. Das Sinnesorgan konnte sogar doppelt angelegt werden. Beim Ctenophorenei findet also schon eine außerordentlich frühzeitige Differenzierung der Potenzen statt, sodaß die einzelnen Organe sich im hohen Grade unabhängig voneinander entwickeln.

Über dasselbe Thema hat Ziegler 1898 gearbeitet und gleichfalls einige neue wichtige Entdeckungen gemacht. Er fand, daß die Mikromeren an dem Pol des Eies gebildet werden, der dem Pol, wo die erste Furche zuerst einschneidet, gegenüber liegt. Aus den Mikromeren aber bilden sich nach den Fischelschen Befunden Rippen und Sinnesorgan. Denn bei einer Verschiebung der Mikromeren entstand immer auch eine Verwirrung in der Anordnung dieser Organe.

---

[1]) Wir haben als mögliche Erklärung daran gedacht, daß vielleicht in diesem Falle die Durchschneidungsebene mit der durch die Exzentrizität des Kernes geschaffenen Symmetrieebene zusammenfiel.

Auf diese Tatsachen baute Ziegler seine Experimente auf. Sobald die erste Furche einzuschneiden begann, schnitt er die gerade gegenüberliegende Eikappe ab. Er glaubte auf diese Weise denjenigen Teil des Eies zu entfernen, aus dem bei ungestörter Entwicklung sich die Mikromeren gebildet hätten. Dieselben entwickelten sich aber doch, und es entstand ein Embryo aus so behandelten Stücken, der ganz wie normal acht Rippen und vier Entodermaltaschen besaß. Allerdings waren in einem Falle zwei Taschen kleiner wie die anderen, in einem anderen eine Tasche sogar ganz erheblich kleiner wie die übrigen. Bei einem anderen Versuch wurde ein sehr großes Stück an demselben Pol abgeschnitten, sodaß nur ein kleines kernhaltiges Eifragment zurückblieb. Dieses teilte sich in zwei Blastomeren von ungleicher Größe. Der Embryo, der sich daraus entwickelte, hatte vier Entodermaltaschen, aber nur vier vollständig entwickelte Rippenreihen. An Stelle der fehlenden vier Reihen waren nur einige wenige Gruppen unregelmäßig angeordneter Rippenplättchen vorhanden.

Ziegler gibt seinen Befunden eine andere Deutung als es Driesch und Morgan getan haben. Er meint, der letzte Befund, in welchem nach der Operation sich das Stück in zwei ungleiche Zellen geteilt und dann nur vier vollständige Rippen gebildet habe, spräche dafür, daß die Entwicklungshemmung einfach auf einen Mangel an genügendem Baumaterial zurückzuführen sei. Wäre das Stück noch kleiner ausgefallen, so wären eben auch die letzten Reste von Rippenbildung der vier fehlenden Rippen unterdrückt worden, und das wäre in den Driesch-Morganschen Fällen eingetreten. Daß zur Erklärung der unvollständigen Entwicklung besonders kleiner Stücke die Zieglersche Hypothese zutreffend sein kann, scheint mir in der Tat über jeden Zweifel erhaben zu sein. Nur glaube ich nicht, daß sich die Bruchstücke bei den Driesch-Morganschen Experimenten unter dieser unteren Grenze befanden, da in einem Falle schon die kleinere Blastomere größer war als das ganze Stück bei einem der Zieglerschen Experimente.

1903 hat Fischel nun aber nachgewiesen, daß Zieglers Anschauung über die qualitative Bedeutung des von ihm entfernten Eibruchstückes überhaupt eine irrige war. Das Mikromerenprotoplasma findet sich nämlich nicht am vegetativen Pol des Eies, sondern am animalen, also gerade da, wo die erste Furche zuerst auftritt. Zieglers Irrtum war dadurch hervorgerufen, daß vor Beginn der vierten Furchung eine Dotterumlagerung in dem Ei stattfindet. Das Protoplasma der animalen Hemisphäre, also derjenigen, in der das erste Einschneiden der ersten Furche auftritt, wandert nämlich nach dem Entstehen der Mikromeren nach dem vegetativen Pole herunter, während das der vegetativen Hälfte dem animalen Pol zuströmt. Ich erinnere noch einmal daran, daß man denjenigen Pol des Eies, an welchem der Eikern liegt, den animalen, den entgegengesetzten den vegetativen nennt.

Fischels Befunde werfen soviel Licht auf das fragliche Problem, daß wir sie etwas im Detail betrachten müssen. Schneidet man ein angemessenes großes Stück von der vegetativen Hemisphäre ab, so wird die Furchung dadurch in keiner Weise gestört, nur sind die Makromeren relativ kleiner als normal. Aus solchen Eiern entwickeln sich vollständig normale Embryonen mit acht Rippen, vier Entodermtaschen und zentral gelegenem Munde.

Schneidet man ein Stück seitlich vom Ei ab, so werden eine oder mehrere Rippenreihen mehr oder weniger defekt, je nach der Größe des herausgeschnittenen Stückes. Macht man einen Schrägschnitt durch die animale Hemisphäre, dann fehlen eine oder mehrere Rippenreihen; geht der Schrägschnitt aber nur durch die vegetative Hemisphäre, so tritt kein Defekt auf.

Über die Deutung dieser Befunde kann kein Zweifel bestehen, besonders wenn man das Herabgleiten des Mikromeren-Feldes in Betracht zieht. Die Befunde lehren ganz einfach, daß um den animalen Pol herum eine Protoplasmakappe aufsitzt, aus der die Mikromeren hervorgehen, und daß aus diesen die Rippen entstehen. Auf Grund der Fischelschen Befunde wird es auch klar, wie so Driesch und ich bei unseren Experimenten zweierlei verschiedene Arten von Embryonen erzeugt haben. Wir haben nämlich, wie jetzt klar ist, irrtümlicherweise andere Teile des Eies entfernt wie angenommen war. Es findet also auch nicht eine Regulation in einer Richtung statt, wie wir gedacht haben, sondern die Resultate sind ganz direkt davon abhängig, welche Teile des Eies entfernt werden.

Chabry hat schon in den Jahren 1883—1887 mit Ascidieneiern Versuche gemacht. Mittels eines ingeniös erfundenen — später von Kopsch noch verbesserten — Instrumentes ist er imstande gewesen, einzelne Blastomeren des Ascidieneies anzustechen und zu töten. Er fand, daß aus diesen Eiern Embryonen entstanden, die je nach der Art der Blastomeren, die abgetötet waren, ganz bestimmte Defekte aufwiesen. Die Deutung seiner Befunde ist allerdings von einer Reihe neuer Autoren angezweifelt worden. Indessen scheint ihm gerade die letzte Arbeit auf diesem Gebiete — die von Conklin — völlig Recht zu geben.

Im Jahre 1895 hat Driesch die Entwicklung isolierter Ascidienblastomeren nachgeprüft. Er fand, daß die Furchung der Blastomeren von *Phallusia mammalata*, die er durch Schütteln isolierte, weder nach dem Typus der Ganzeifurchung noch nach dem der Halbeifurchung vor sich ging, wenn sie auch dieser am ähnlichsten war. Als Furchungsprodukt entwickelt sich eine bewegliche Gastrula und aus dieser eine typische Ganzbildung von halber Größe. Allerdings fehlen diesen Larven oft ein oder mehrere Papillen, und auch der Otolith ist selten vorhanden. Das Fehlen dieser Organe führt Driesch auf die durch das

Zerschüttelten gesetzten Schädigungen zurück, da auch Ganzeiembryonen diese Organe unter ungünstigen Entwicklungsbedingungen oft nicht bilden. Auch noch isolierte Einviertelblastomeren können Ganzlarven erzeugen.

Crampton (1897) hat die Entwicklung isolierter Blastomeren einer anderen Ascidienart *Molgula Manhattensis* studiert. Er hat sein Hauptaugenmerk auf die Furchung gerichtet und findet, daß isolierte Blastomeren sich wie ein Teil furchen, d. h. so wie sie es getan hätten, wenn sie im Zusammenhang mit dem Rest des Eies geblieben wären. Allerdings macht die Halbeifurchung auf den ersten Blick einen etwas anderen Eindruck, als die Hälfte einer Ganzeifurchung, weil doch eine gewisse Verschiebung der Blastomeren unvermeidlich ist. Aber trotz dieser Verschiebungen bleibt der Typus der Furchung immer der einer Teilfurchung. Es entwickelt sich ein Ganzembryo mit gewissen unwesentlichen Defekten, was Crampton auf die geringere Menge an Eimaterial, die der Entwicklung zur Verfügung stand, zurückführt. Endlich hat in allerjüngster Zeit Conklin die Entwicklung der isolierten Blastomeren einer anderen Ascidie, *Cynthia partita*, untersucht. Zuerst machte sich dieser Forscher mit dem normalen Furchungsablauf der Eier dieses Tieres völlig vertraut. Bei den Ascidien gelingt es bekanntlich, das Schicksal der einzelnen Blastomeren bis in die fertigen Organe genau zu verfolgen, wie schon van Benéden, Castle, Conklin selbst und andere nachgewiesen haben. Erst nachdem die normale Cell-lineage genau festgelegt war, machte sich Conklin an das Studium des Entwicklungsganges isolierter Blastomeren. Es zeigte sich, daß solche Blastomeren sich wie Teile eines Ganzen furchen, wenn auch stellenweise Andeutungen einer Regulation sich bemerkbar machen und daß schließlich Teilembryonen entstehen. Freilich die »offene Seite« wird abgeschlossen, und die medianen Organe, Medullarrohr, Chorda, und Darmkanal runden sich ab bzw. schließen sich, doch glaubt Conklin, daß man nicht das Recht habe, aus diesem Umstand zu folgern, sie haben sich zu Ganzbildungen ausgewachsen — sofern ich ihn recht verstehe, weil es nicht gelingt, das Vorhandensein einer medianen Symmetrieebene nachzuweisen. Das Mesoderm liegt bei diesen Embryonen ganz (oder fast ganz) auf der einen Seite. Auch in diesem Verhalten erweisen sich die Embryonen also als Halbbildungen. Indessen darf hierbei nicht übersehen werden, daß, selbst wenn die medianen Organe die Tendenz haben, Ganzorgane von halber Größe zu bilden, das Fehlen dieser Tendenz beim Mesoderm sehr wohl durch seine laterale Lage bedingt werden kann, indem Medullarrohr und Chorda gleichsam einen Wall bilden, der das Mesoderm verhindert, auf die andere Rückenseite überzugreifen. Als unumstößlich bleibt aber jedenfalls die Tatsache bestehen, daß bei Vorhandensein ganz bestimmter Bedingungen notwendigerweise Halbbildungen entstehen müssen.

Beim Froschei findet sich dagegen nach meinen Beobachtungen immer eine größere oder kleinere Menge von Mesoderm auf der »offenen Seite«. Die ganz speziellen Bedingungen der Mesodermbildung bei diesem Tier gestatten es also offenbar, daß die Chorda etwas von dem »offenen« Rande abrückt und vom Mesoderm umwachsen werden kann. Die Halbembryonen des Froscheies besitzen also gewisse regulatorische Potenzen, welche denen des Ascidieneies zu fehlen scheinen.

Die neueren Arbeiten an Eiern von Nemertinen und Mollusken lassen erkennen, daß diese Eier sich gerade so verhalten, wie die der Ctenophoren. Isolierte Blastomeren sind im allgemeinen nicht imstande, das Fehlende zu ersetzen. Doch ist man auch bei diesen Formen noch weiter gekommen und hat gefunden, daß die Resultate sehr wesentlich davon abhängen, in welchem Zustande das Ei sich zur Zeit der Operation befindet. So hat zuerst E. B. Wilson — und seine Befunde sind dann von Yatsu und Zeleny bestätigt worden — gefunden, daß bei den Nemertinen Eifragmente, die vor Auflösung des Keimbläschens abgeschnitten sind, wie Ganzeier furchen und auch Ganzembryonen bilden. Verschiebt man die Operation aber, bis der erste oder gar der zweite Richtungskörper ausgestoßen sind, so geht die Furchung allmählig mehr und mehr in den Typus der Teilfurchung über, sodaß dann auch in einem großen Prozentsatz der Fälle Teilbildungen entstehen. Die gleichen Befunde hat Wilson bei einem Mollusken — Dentalium — erhoben. Dieses Objekt ist sogar ganz besonders günstig für eine eingehende Analyse, da die verschiedenen Regionen des Eies ganz typische plasmatische Differenzen aufweisen, sodaß man die Operationen ganz bestimmt lokalisieren kann. Das Resultat dieser Untersuchungen ist mit größter Wahrscheinlichkeit dies, daß, solange das Keimbläschen noch intakt ist, die verschiedenen morphogenetischen Substanzen noch nicht auf die verschiedenen Eiregionen verteilt sind. Wenn dann aber das Keimbläschen sich auflöst und Kernsaft sich in das Ei ergießt, so findet eine langsame Umordnung des Eidotters statt, die bis zum Beginn der Furchung anhält, ja selbst noch während der ersten Furchungstadien innerhalb der einzelnen Blastomeren fortdauert.

Wie wir oben sahen, sind bei den Ctenophoren die organbildenden Substanzen rund um den sogenannten »animalen« Pol lokalisiert. Bei den Nemertinen und Mollusken erhält man nun in der Regel Furchungen nach dem Typus eines Eiteiles und anormale Embryonen, wenn man vom ungefurchten Ei Stücke rechtwinklig zur Eiachse herausschneidet. Der Grund hiervon ist offenbar der, daß die verschiedenen Substanzen horizontal aufeinander geschichtet sind. Diese Schichtung ist meiner Meinung nach auch die Ursache der polaren Differenzierung dieser Eier. In vertikal abgeschnittenen Teilstücken von ungefurchten Mollusken und Nemertineneiern sind dagegen all die verschiedenen Dotterarten

vorhanden, sodaß man meinen sollte, daß derartige Stücke sich ohne weiteres zu Ganzbildungen von geringerer Größe entwickeln müßten. Indessen genügt dies allein offenbar nicht, denn die ersten beiden bzw. vier Blastomeren entstehen ja gewöhnlich auch durch Vertikalfurchen und können doch meistens nur Teilembryonen bilden. Außer der Verschiedenheit der Materialverteilung kommt also noch die Plastizität des Eidotters in Frage, die sich, wie die Experimente lehren, mit fortschreitender Zellteilung gleichfalls ändert. Wenn nach der Isolierung der Dotter noch flüssig genug ist, um sich um eine neue Achse symmetrisch anzuordnen, bzw. wenn die Zeit bis zum Auftreten der nächsten Furche dazu ausreicht, so gibt es Ganzfurchung und Ganzembryonen. Wenn aber die notwendige Umordnung aus diesem oder jenem Grunde unterbleibt, so entstehen Furchungen nach dem Teiltypus und unvollständige Embryonen.

Wenn diese Vorstellung richtig ist, so folgt daraus, daß der Unterschied zwischen den Eiern, deren Fragmente Ganzbildungen erzeugen, und denen, deren Fragmente nur Teilbildungen hervorbringen, kein prinzipieller, sondern ein gradueller ist. Unsere Hypothese hat ja nun allerdings das Vorhandensein von gewissen im Kern enthaltenen Substanzen zur Grundlage, welche die Differenzierung der Blastomeren in ganz bestimmter Richtung beeinflussen. Trotzdem sind die einzelnen Teile des Eies totipotent und besitzen zweifellos latente Entwicklungsmöglichkeiten. Die betreffenden Kernstoffe schaffen eben nur die Bedingungen der Entwicklung in bestimmter Richtung, die Grundlage allen Geschehens bleibt aber das totipotente Protoplasma. Das geht schon aus der Tatsache hervor, daß Formen, die eine genau determinierte Furchung besitzen, im geschlechtsreifen Zustand fähig sind, aus sich heraus Keimzellen zu bilden, die denselben Entwicklungsablauf von neuem durchmachen. Hier liegt eine ganz ungewöhnliche Fähigkeit des lebenden Protoplasmas vor, die keine Theorie der Entwicklung übersehen darf. Je nach dem Reiz, der es trifft, ist es imstande, sich zu differenzieren und spezialisieren oder sich rückzuentwickeln und wieder zu embryonalen Zuständen zurückzukehren. Es ist also immer totipotent, und seine Entwicklung in vorschreitender oder rückschreitender Richtung hängt lediglich von den äußeren oder inneren Faktoren ab, deren Wirksamkeit es gerade ausgesetzt ist.

Eine Reihe neuerer Autoren auf cytologischem Gebiete neigen dazu, den Kern gleichsam als »Anlagemagazin« anzusehen. In ihm sollen alle Kräfte und Reservekräfte der Entwicklung aufgestapelt sein, während das Protoplasma gleichsam nur das Objekt der Entwicklung ist, das unter Leitung des Kerns bald in diese, bald in jene Form gegossen wird. Ich kann diese Ansicht nicht teilen. Ein zwingender Grund zu der Annahme, daß im Kern Reservekeimplasma aufgestapelt liegt, ist nicht vorhanden; es spricht im Gegenteil alles dafür, daß das Cytoplasma ganz

direkt entdifferenziert werden kann.[1]) Es braucht also, wenn eine Entdifferenzierung nötig ist, das bereits differenzierte Material nicht erst resorbiert und durch die im Kern enthaltenen Reservestoffe ersetzt zu werden.

Zum Schluß noch einige Worte über das Verhalten regenerierender Eier im Vergleich zu dem regenerierender erwachsener Organismen. Wir finden im Verhalten beider außerordentlich auffällige. Analogien. Hier wie dort sind zwei Extreme vorhanden. Bei den Eiern Formen, bei denen isolierte Blastomeren sich als Ganzes entwickeln, und solche, bei denen sie nur Teilprodukte ergeben und dazwischen alle Übergänge. Ebenso bei den erwachsenen Formen solche, die von der Wunde aus das Ganze neu regenerieren, und solche, bei denen nur ganz spezifische, bestimmt organisierte Teile regeneriert werden können. Die spezifischen Dotterunterschiede im Ei und die spezielle Differenzierung eines erwachsenen Organs stellen ganz ähnliche Entwicklungsbedingungen dar, welche in gleicher Weise über den Charakter dessen, was sich entwickeln soll, entscheiden. Gewisse Arten von isolierten Blastomeren — nämlich diejenigen, die morphogenetische Stoffe enthalten — besitzen, ebenso wie die Wundfläche eines Salamanderbeines, nur bestimmt determinierte und beschränkte Potenzen. Und zwar wird diese Beschränkung der Potenzen durch die Anwesenheit ganz bestimmt qualifizierten Materials, das in diesen Zellen zur Verarbeitung gelangt, bedingt. Ganz anders sind die Bedingungen bei isolierten Blastomeren vom Echinodermeneitypus, bei denen die einzelnen Eiteile sich im Gehalt morphogenetischer Stoffe nur wenig unterscheiden, und bei Formen wie Hydra. Hier wie dort sind Spezifikation und Differenzierung der einzelnen Ei- bzw. Körperteile so gering, daß sich die Totipotenz des Protoplasmas leicht durchsetzen kann.[2]) Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Extremen besteht, wie gesagt, nicht. Die Spezifikation eines Teiles beschränkt seine Potenzen. Wir wissen jedoch nicht, inwieweit die Spezifikation eines erwachsenen Organes die Rückkehr seiner Elemente zum »Embryonalstadium« erschwert bzw. ganz unmöglich macht. Das aber wissen wir, daß das Vorhandensein von morphogenetischen Substanzen zwar das Schicksal der betreffenden Blastomeren momentan bestimmt, aber in den allermeisten Fällen die Abkömmlinge solcher Zellen nicht daran verhindert, wieder embryonal zu werden.

---

[1]) Z. B. bei der Regeneration von Muskeln, Nerven und besonders deutlich bei der Linsenregeneration.

[2]) Diese Argumentation gilt natürlich für jede Art von Geweben im besonderen, die erst gemeinsam das neue Ganze bilden.

XII. Kapitel.

Entwicklungstheorien.

Pflügers Fundamentalversuche vom Jahre 1883 über den Einfluß der Schwerkraft auf die Entwicklung des Froscheies und die Schlüsse, die er aus seinen Befunden gezogen hat, bilden den Markstein, von dem aus die moderne experimentelle Entwicklungsgeschichte ihren Ausgang genommen hat.[1] Wir finden die Spuren von Pflügers Einfluß in allen Arbeiten bis auf die neueste Zeit wieder. Einer seiner Befunde, nämlich der, daß ein Ei durch die Furchung in jeder beliebigen Weise zerklüftet werden kann, ohne daß das schließliche Resultat der Furchung, die Bildung des Embryos, hierdurch irgendwie beeinflußt wird, ist sogar eine der wichtigsten Errungenschaften, die überhaupt in der ganzen experimentellen Entwicklungsgeschichte gemacht worden sind. Pflügers Analyse der Faktoren, welche die normale Entwicklung leiten, ist aber auch von weittragender Bedeutung für das Verständnis der Entwicklung von Ganzembryonen aus isolierten Eibruchstücken.

Pflüger erkannte, daß die ersten zwei Furchen des Froscheies immer vertikal und die dritte immer horizontal sein müßte, wie die Lage der Eiachse zur vertikalen auch immer gewählt wird; und ferner, daß die kleinsten Zellen sich immer auf der oberen Hemisphäre bilden müßten. Er schloß daraus, daß die Lage der ersten Furchen durch die Schwerkraft bestimmt würde. Pflüger fand außerdem, daß die Medianebene von Embryonen, die sich aus in schiefer Zwangslage gehaltenen Eiern entwickelten, nicht, wie im Normalfall, mit der Ebene der ersten Furchung zusammenfiel, sondern daß der Embryo sich gewöhnlich auf dem Meridian entwickelte, der durch die primäre Achse und den jeweilig höchsten Punkt des Eies geht. Da nun jeder Meridian so gedreht werden kann, daß in ihm der höchste Punkt des Eies liegt, so kann sich der Embryo auf jedem der primären Meridiane entwickeln, und das Eimaterial muß also um die primäre Achse herum isotrop sein. Da fernerhin — nach Pflügers, späterhin als irrtümlich erkannter Ansicht — der Embryo, wie das Ei auch orientiert sein mag, sich immer auf der unteren Hälfte des Eies bildet, so folgerte er daraus, daß auch die einzelnen Punkte jedes Meridians gleichwertig sein müßten.

---

[1] Eine ausführliche Besprechung dieser Befunde habe ich in meinem Buche »Über die Entwicklung des Froscheies« gegeben.

Die neueren Arbeiten haben ja nun allerdings die Grundgedanken Pflügers im allgemeinen bestätigt.[1] Indessen zeigen doch speziell die Untersuchungen über die Regeneration der Organismen, daß man noch andere Schlußfolgerungen aus seinen Experimenten ziehen muß, als er es selbst getan hat. Es ist ja wahr, daß jeder primäre Meridian des Eies zur Meridianebene des Embryos werden kann, doch folgt daraus noch nicht, daß unter normalen Umständen die spätere Medianebene im Ei nicht doch schon vorgebildet ist. Mit anderen Worten: Das Ei ist eben nicht nach allen Richtungen völlig isotrop. Auch bei der Regeneration von Stücken von erwachsenen Individuen, wo ein seitlich von der Medianlinie abgeschnittenes Stück sich eine neue Medianebene bildet, sehen wir, daß die gesamten Bestandteile eines Organismus die gleichen Leistungen vollbringen können, ohne darum »isotrop« zu sein. Die gleichen Möglichkeiten werden wir also auch für das Ei annehmen müssen. Es wird darum gut sein, den Pflügerschen Ausdruck »Isotropie« durch den neutraleren »Totipotenz« zu ersetzen, um damit auszudrücken, daß potentiell alle Meridiane des Eies zur Medianebene des Embryos werden können. Wir präjudizieren damit nichts und vermeiden irrtümliche Auffassungen.

Born und Roux haben gezeigt, daß der einzige Einfluß der Schwerkraft auf das Froschei der ist, daß sie rein physikalisch den Dotterinhalt umzuordnen vermag, sodaß im Falle einer schiefen Zwangslage die normalen Lageverhältnisse annähernd wieder hergestellt werden. Diese Umordnung war Pflüger entgangen. Die leichteren Teile des Eies steigen nach oben auf, während die schwereren nach unten absinken. So erklären sich die von Pflüger beobachteten Beziehungen der Lage der ersten Furche zur Vertikalen ganz ungezwungen. Hier, wie auch normalerweise, beginnt sie eben in dem oberen Teil des Eies wo sich der meiste Bildungsdotter befindet.

Bei einer anderen Reihe von Experimenten, die wir auch in erster Linie Pflüger verdanken (1884), wurden die Eier vor und während der Furchung komprimiert. Hierdurch wird zwar die Richtung und die Reihenfolge einer Reihe von Furchen verändert, doch entwickelt sich aus solchen Eiern immer ein normaler Embryo. Hertwig (93) und Born (93) haben diese Versuche am Froschei, Driesch (92), Ziegler (94), ich selbst (93) und andere am Seeigelei mit immer den gleichen Resultaten wiederholt. Durch diese Experimente wird klar gezeigt, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen den ersten Furchen und den Symmetrieebenen des Körpers nicht besteht. Doch noch wichtiger ist der durch diese Befunde geführte Nachweis, daß man die Furchungs-

[1] Seine Ansicht über den Einfluß der Schwerkraft, welche die ganze Differenzierung und Organbildung souverän beherrschen sollte, ist freilich allgemein als irrtümlich erkannt worden.

kerne, wie Driesch sich ausdrückt »im Protoplasma durcheinander würfeln kann, wie einen Haufen Kugeln«, ohne daß das Resultat der Entwicklung dadurch irgendwie verändert wird. Jede Entwicklungstheorie, die auf der qualitativen Kern- und Zellteilung beruht, wird durch diese Experimente ihrer Fundamente beraubt und muß, um sich mit den Tatsachen in Übereinstimmung zu bringen, zu einer Reihe verwickelter Hilfsannahmen ihre Zuflucht nehmen. Unter diese Kategorie von Theorien fällt unter anderen auch die Rouxsche. Einmal die komplizierte karyokinetische Teilung des Kernes, die auf eine minutiöse Halbierung des Kernmateriales bedacht ist, und ferner die Tatsache, daß die väterlichen Eigenschaften dem Ei durch das Chromatin des Spermatozoons übermittelt werden, hat Roux zu der Annahme verführt, daß die Chromatinteilung ein qualitativer Prozeß sein müsse, durch den die verschiedenen Eigenschaften des späteren Organismus auf die entsprechenden Gegenden des Eies verteilt werden sollten. Nach dieser Anschauung scheidet die erste Furche das Material der linken Seite des späteren Embryos von dem der rechten, die zweite das der vorderen Seite von dem der hinteren. Roux beschränkt seine Hypothese eigentlich auf diese zwei ersten Teilungen des Froscheies. Für die weitere Entwicklung des Eies gibt er das Vorhandensein von Wechselbeziehungen und Wechselwirkungen der einzelnen Zellen aufeinander zu.[1] Weismann hat sich diese Rouxsche Hypothese zu eigen gemacht, doch hat er ihr eine allgemeingültige Bedeutung für alle Organismen zugeschrieben und hält sämtliche Teilungen des sich entwickelnden Eies, wenigstens so weit es sich nicht offenbar nur um Zellvermehrung handelt, für qualitative. Auf dieser unsicheren Basis hat er dann seine ganze große Entwicklungs- und Regenerationstheorie aufgebaut. Um also den Wert oder Unwert dieser Theorie beurteilen zu können, werden wir daher vor allen Dingen sorgfältig zu prüfen haben, welche Beweise für und wider die qualitative Zellteilung uns die experimentelle Entwicklungsgeschichte liefert.

Die Entwicklung von Halbbildungen aus einer der beiden ersten Blastomeren der Froscheier scheint auf den ersten Blick die Rouxsche Ansicht zu stützen. Weiter aber erkannte man, daß die Anwesenheit der verletzten Blastomere eine derartige Fehlerquelle involvierte, daß die Resultate zum Entscheid dieser Frage wertlos wurden. Und dann kamen die zahlreichen Experimente an isolierten Blastomeren vom Seeigel-, Amphioxus-, Quallen-, Knochenfisch-, Ascidien-, Salamander- usw. Keim, wo jede isolierte Blastomere einen vollständigen neuen Ganzembryo zu erzeugen vermochte! Aus diesen Befunden zogen Driesch und Hertwig mit Recht gerade die entgegengesetzte Schluß-

[1] In letzter Zeit hat Roux die Lehre von der qualitativen Kernteilung definitiv aufgegeben. Er nimmt an, daß die Kernteilung eine qualitativ gleiche ist, daß die Kerne aber dann durch das Zellplasma ungleich gemacht werden.

folgerung, daß nämlich während der Furchung nur eine quantitative Teilung stattfindet, daß also die einzelnen Furchungselemente aequipotent oder doch wenigstens totipotent sein müssen. Roux versuchte nun auf zweierlei Art und Weise, seine Theorie mit diesen Tatsachen in Einklang zu bringen. Er wies einmal darauf hin, daß in vielen Fällen, wie z. B. beim Seeigelei, die isolierten Blastomeren sich zuerst wie ein halbes, bzw. ein Viertelei teilen, so daß es auch noch zur Entwicklung einer halbkugligen, offenen Halbblastula käme. In zweiter Linie führt er seine Hilfshypothese vom Reservekeimplasma ins Treffen. Er nimmt nämlich nunmehr an, daß außer der qualitativen Kernteilung, durch welche qualitativ ungleiches Material voneinander geschieden würde, bei jeder Teilung auch die quantitative Teilung einer gewissen Menge von Reservekeimplasma, das in jedem Kern enthalten sei, stattfände. Es erhält also jede Zelle einen Teil dieses Reservematerials und somit die Potenzen des ganzen Eies. Dieses Reserveplasma soll dann durch jede Störung der normalen Entwicklung aktiviert werden, so z. B. wenn die beiden ersten Blastomeren voneinander getrennt werden. Diese Aktivierung nimmt immerhin einige Zeit in Anspruch, und daher verlaufen bei der Entwicklung der Einhalbblastomeren vom Seeigel die ersten Entwicklungsstadien noch nach dem Furchungstypus eines halben Eies. Rein formal läßt sich gegen diese Hypothese nichts einwenden; indessen handelt es sich für uns doch weniger darum, eine Hypothese zu finden, die den Anforderungen der Logik als eine solche, die den Tatsachen gerecht wird. Die Resultate der Kompressionsexperimente, bei welchen die Kerne förmlich durcheinander gewürfelt werden, bilden, wie wir schon sahen, den bedenklichsten Einwand gegen die Rouxsche Hypothese. Wenn die Kernteilung bei den komprimierten Eiern von derselben Art ist wie die normalen Kernteilungen, so müßten wir am Schlusse entweder Monstruositäten finden, bei denen alle Organe an ganz falschen Stellen liegen, oder aber, wenn die einzelnen Organe in ihrer Entwicklung voneinander abhängig sind, müßte die ganze Entwicklung überhaupt zum Stillstand kommen. Diesen Schwierigkeiten gegenüber hat Roux zu folgendem Ausweg seine Zuflucht genommen. Die durch die Kompression bewirkte Umlagerung des Protoplasmas sollte einen solchen Reiz auf den Kern ausüben, daß er in Reaktion darauf die Reihenfolge seiner Teilung verändere, sodaß doch das entsprechende Kernmaterial an die entsprechende Protoplasmastelle gebracht würde. Es soll also der Kern sich bei der ersten Teilung so stellen, daß zu den beiden Spindelpolen nicht das Material für rechte und linke Hälfte wie normal, sondern das für vordere und hintere Hälfte gebracht wird (Anachronismus der Furchung). Daß eine leichte Kompression des Eies einen solch fundamentalen eigenschaftsändernden Einfluß auf den Kern, und die Stellung der Kernspindel haben soll, scheint ja schon an und

für sich recht unwahrscheinlich und nötigt zu den allerkompliziertesten Konsequenzen. Indessen ist ja die ganze Roux-Weismannsche Hypothese schon derartig kompliziert, daß man ihr mit dem Nachweis noch größerer Komplikation keinen weiteren Abbruch tun kann.

Weit mehr trifft man die Hypothese der qualitativen Kernteilung durch strikte Beobachtung dessen, was normalerweise geschieht, und da sehen wir, daß immer eine mathematisch gleiche Teilung der Chromosomen stattfindet. In vielen Fällen schlagen zwei Zellen, die von derselben Mutterzelle herstammen, im Laufe der Entwicklung ganz verschiedene Bahnen ein, und doch wird der Kern immer in derselben Weise und genau gleich geteilt.

Zugunsten von Roux's Hypothese spricht aber ferner noch die Entwicklung der isolierten Blastomeren des Ctenophoreneies. Hier bilden sich ja auch aus vollständig isolierten Blastomeren Halbembryonen. Auch Cramptons Experimente am Ei von Ilyanassa kann Roux zur Stütze seiner Anschauung heranziehen. Genauer betrachtet sprechen alle diese Resultate aber nicht mehr für eine qualitative Kernteilung, wie für das Vorhandensein von qualitativen Unterschieden innerhalb des Protoplasmas. Die letzten Fischelschen Experimente lehren uns aber, daß diese Annahme in der Tat die richtigere ist. Schon im vorhergehenden Kapitel sahen wir, daß, wenn ein Teil des Protoplasmas vom befruchteten, aber ungefurchten Ctenophorenei entfernt wird (Driesch und Morgan), sich meistens nur ein unvollständiger Embryo entwickelt, obgleich das gesamte Kernmaterial intakt bleibt. Manchmal aber, wenn auch seltener entwickelt sich ein Ganzembryo. Die Fischelschen Versuche lassen es ganz fraglos erscheinen, daß die Erklärung für diese Verschiedenheit der Befunde in der verschiedenen Differenzierung der einzelnen Gegenden des Protoplasmas zu suchen ist. Mit anderen Worten: Es besteht ein fester, ursächlicher Zusammenhang zwischen der primären Differenzierung das Protoplasmas und der Bildung der embryonalen Organe. Im Lichte dieser Befunde kann man über die außerordentlich wichtige Rolle, welche das Protoplasma bei den ersten Differenzierungen des Eies spielt, nicht mehr im Zweifel sein.

In scharfem Gegensatz zu der Roux-Weismannschen Anschauung steht, wie gesagt, die von Pflüger, Driesch und Hertwig ausgesprochene Hypothese, die aussagt, daß die Furchung das Ei in eine Menge untereinander gleichwertiger Elemente zerlegt. Diese Aussage läßt indessen zwei verschiedene Deutungen zu, die sich sehr wesentlich voneinander unterscheiden. Einmal, und das ist die Ansicht von Hertwig, Pflüger und früher auch von Driesch, kann man die Blastomeren darum als äquipotent ansehen, weil sie wesensgleich sind, zweitens, und das ist die Annahme, zu der ich neige, und der sich auch Driesch in seinen letzten Schriften mehr und mehr nähert, kann man die Sache so auffassen, daß die einzelnen Zellen zwar bereits gewisse Differenzen

aufweisen, trotzdem aber die Fähigkeit haben, eventuell noch den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, also nicht äqui- sondern totipotent sind.[1]) Die vier ersten Blastomeren des Seeigeleies z. B. scheinen äußerlich vollständig gleich, und jede von ihnen kann auch einen ganzen Embryo bilden. Trotz dieser äußerlichen Gleichheit und trotz dieser Totipotenz kommen wir doch um die Annahme nicht herum, daß eine bilaterale Symmetrie im Ei vorhanden ist, wodurch natürlich eine Wesensungleichheit der vier ersten Blastomeren bedingt ist. Denn wenn wir nicht etwa annehmen wollen, daß diese bilaterale Struktur erst im Laufe der späteren Entwicklung durch äußere Faktoren hervorgerufen wird, wofür nichts spricht, sind wir zu der Annahme gezwungen, daß spätestens kurz nach der Befruchtung das Protoplasma sich bilateral-symmetrisch anordnet. Diese Symmetrie manifestiert sich ja in dem Halbeifurchungsschema der isolierten Blastomeren. Ob allerdings die Symmetriebene des befruchteten Eies die Bilateralität der Blastula ursächlich bestimmt, ist eine andere Frage. In manchen Fällen scheint es der Fall zu sein; in anderen ist es sicherlich nicht der Fall, und die Bilateralität der späteren Stadien muß dann wohl durch andere Faktoren bestimmt werden können. Unter normalen Verhältnissen jedoch scheint es eine der Hauptaufgaben der Furchung zu sein, die Bilateralität des befruchteten aber ungefurchten Eies zu fixieren. Mit anderen Worten, der abgefurchte Keim ist meistens als System genau dasselbe wie das befruchtete aber ungefurchte Ei. Eine Reihe von Tatsachen lehrt gleichwohl daß Stücke, die den Zusammenhang mit dem Organismus verloren haben, sich eventuell eine neue bilaterale Symmetrie schaffen können.

Nach der dritten Teilung des Seeigeleies sind von den acht Blastomeren je vier nach ihrer protoplasmatischen Beschaffenheit von den vier anderen verschieden. Und doch können beide Arten von Blastomeren, sowohl einzeln als auch in Gruppen vereinigt, einen Ganzembryo bilden. Dasselbe gilt auch für die späteren Stadien; wir wissen, daß Teilstücke von jeder beliebigen Stelle der Blastulawand Ganzembryonen bilden können. Wir sind sogar berechtigt, diese Fähigkeit jeder einzelnen Zelle der Blastula zuzuschreiben, denn wenn auch die einzelnen Zellen der späteren Stadien wegen ihrer geringen Größe nicht mehr imstande sind, einen Ganzembryo zu bilden, so kann doch sicher jede Zelle zu jedem beliebigen Teil eines Ganzembryos werden, und das heißt mit anderen Worten genau dasselbe. Wenn wir mit Hertwig annehmen wollten, daß alle Zellen genau gleich sind, so können wir die Weiterentwicklung des Keimes ohne die Wirksamkeit äußerer Faktoren nicht verstehen. Wir haben aber, meine ich, gar keinen Grund, anzunehmen, daß die Zellen faktisch gleich sind,

[1]) Siehe meinen Artikel »The problem of development«, 1900.

weil sie gleiche Potenzen besitzen. Es können ja auch Stücke erwachsener Tiere, Hydra und Stentor z. B., neue Ganzorganismen bilden, und doch sind die einzelnen Stücke, trotzdem sie die gleichen Potenzen besitzen, unter sich so ungleich, wie es eben die Körperteile sind, aus denen sie stammen. Und wir kennen ja auch kaum irgend ein Ei oder Embryo, bei dem wir nicht mit Leichtigkeit an seinen verschiedenen Teilen protoplasmatische Unterschiede nachweisen könnten.

Reichen nun aber diese groben protoplasmatischen Unterschiede, die wir sinnlich wahrnehmen können, allein hin, um uns die verschiedenartige Entwicklung der einzelnen Bestandteile des Eies verständlich zu machen? Ich glaube nicht, wenigstens nicht immer. Wenn wir eine Blastula vom Seeigel so in zwei Teile schneiden, daß der eine nur aus den animalen, der andere nur aus den vegetativen Teilen des Eies besteht, so kann jede Hälfte einen Ganzembryo erzeugen. Und doch fehlen der einen Hälfte gerade diejenigen Elemente, die, wenn es nur auf die groben plasmatischen Unterschiede ankäme, die Gastrulation bewirken müßten. Nehmen wir nun an, daß dasjenige Material, oder diejenige strukturelle Anordnung, die für die vegetative Hälfte charakteristisch ist, vom vegetativen zum animalen Pol fortschreitend konzentrisch abnimmt, so hat jedes Eistück an seinem einen Pol mehr von diesem spezifischen Material als am anderen. Wenn man nun positiv nachweisen könnte, daß die Gastrulation durch die ungleiche Verteilung irgend eines spezifischen Stoffs in der Blastula bewirkt wird, so würden damit die Schwierigkeiten, auf welche die Hertwigsche Hypothese stößt, zum Teil gehoben werden. Ich sage zum Teil, weil die Voraussetzung eines organbildenden Stoffes das Vorhandensein eines zusammenhängenden Substrates ist, das von diesem Stoff beeinflußt wird und sich in Reaktion auf diesen Reiz differenziert. Die Hertwigsche Hypothese aber stützt sich auf die Zellentheorie und leugnet ja gerade, daß das gesamte Protoplasma ein organisches Ganze ist. Jede Differenzierung des Protoplasmas soll nach dieser Ansicht erst die Folge der Differenzierung der einzelnen Zellen sein. Und selbst zugegeben, daß die von Pol zu Pol konzentrisch abnehmende Verteilung eines solchen Stoffes die polare Invagination verständlich machen könnte, so fehlt es uns immer noch an einer Erklärung für den Ursprung der bilateralen Symmetrie. Bei sehr vielen Eiern fehlt jede Andeutung von bilateraler Verteilung des Eimaterials. In anderen Fällen, wenn auch seltener, finden wir dagegen, wenigstens äußerlich, eine Symmetrieebene. Aber wenn sie selbst in allen Eiern vorhanden ist, und mit der ersten oder irgend einer anderen Furchungsebene zusammenfällt, so haben wir immer noch keine Erklärung für die Entstehung der bilateralen Symmetrie der Einhalb- und Einviertelganzembryonen. Existiert eine präformierte Symmetrieebene im Ei, so muß sie in irgend einer Weise in isolierten Blastomeren und in den Bruchstücken der Blastulawand

neu gebildet werden können. Im letzteren Falle kann es sich ja kaum um eine Wiederanordnung des groben Einhaltes handeln, weil ja die Zellwände einem derartigen Vorgang ein unübersteigliches Hindernis entgegensetzen.

Aus dieser Analyse erkennen wir also, daß die Umformung eines Teilstückes zu einem Ganzen eine Reihe fundamentaler Strukturänderungen zur Voraussetzung haben muß. Zweifellos gehören die Polarität und die Bilateralität eines Eies oder eines Eibruchstückes zu ein- und derselben Kategorie von Erscheinungen, die wir notwendigerweise als Fundamentaleigenschaften der lebenden Substanz überhaupt ansehen müssen. Driesch meinte in seinen ersten Arbeiten noch, daß es zum Verständnis der Entwicklung genüge, eine primäre polare Organisation des Eidotters und jedes seiner kleinsten Bestandteile anzunehmen., während die Symmetrieebene durch zufällige Ungleichheiten im Bau des Eies bestimmt werden könnte. Späterhin sah er sich jedoch genötigt, auch eine primäre bilaterale bzw. radiäre Symmetrie des Protoplasmas und seiner letzten Elemente zu supponieren. Ich glaube nicht, daß wir mit der Annahme, daß jedes kleinste Elementarteilchen des Eies eine polare und bilateral symmetrische Struktur besäße, daß also die Polarität und Bilateralität des Ganzen durch die Polarität und Bilateralität seiner Teile bedingt werde, weit kommen werden. Wenn beispielsweise die erste Furchungsebene mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt, so hat doch wohl die rechte Blastomere einen Bau, der zur Entstehung der rechten Seite führt, dasselbe gilt für die linke Blastomere. Wenn dann die beiden Blastomeren getrennt werden, und jede einen neuen Ganzembryo bildet, so muß in beiden zuerst doch wohl eine neue Symmetrieebene gebildet werden. Wir machen uns das Problem in gar keiner Weise verständlicher, wenn wir mit Driesch annehmen, daß diese neue Symmetrieebene dadurch entsteht, daß die einzelnen Elemente sich selbst symmetrisch zu Seiten einer Ebene, die durch die Mitte der Blastomere geht, anordnen. Denn was wir erkennen wollen, ist ja gerade, welche Faktoren es sind, welche die Elemente bestimmen, dies zu tun. Ich meine also, wir vereinfachen uns unsere Aufgabe nicht, wenn wir annehmen, daß jedes kleinste Eiteilchen Bilateralität und und Polarität besitzt, sondern wir können das Problem gerade so gut fassen, wenn wir von der tatsächlich vorhandenen polaren und bilateralen Differenzierung des ganzen Eies ausgehen. Die Schwierigkeit zu begreifen, wieso eine neue Bilateralität und Polarität geschaffen wird, ist in einem Fall so groß wie im anderen. Und die Annahme eines einheitlichen durchgehenden Baues des Protoplasmas, der nicht erst die Resultate der Struktur kleinster Elementarteilchen ist, ist meines Erachtens nicht nur einfacher, sondern auch den Tatsachen mehr entsprechend.

Wir stoßen hier essentiell auf genau dasselbe Problem, das wir

schon bei der Regeneration von Teilen erwachsener Organismen gefunden haben. Teilt man eine Planarie durch einen Längsschnitt in zwei Teile, so bildet jeder Teil über den Schnittflächen neues Gewebe, aus welchem sich die verlorengegangene Hälfte neu bildet. In diesem Fall wird die alte Medianebene mehr oder weniger genau zur Medianebene des neuen Individuums, d. h. das neue Gebilde wird in die alte Form quasi hineingegossen. Etwas Ähnliches ereignet sich auch, wenn das Tier nicht längs der Mittellinie, sondern durch einen Schnitt seitlich der Mittellinie in zwei unsymmetrische Teile geteilt wird bei dem voluminöseren Stück. Dieses behält seine alte Symmetrielinie und bildet einfach an der Schnittfläche soviel neues Gewebe, wie nötig ist, um die alte Symmetrie wieder herzustellen. Das kleinere Stück regeneriert ebenfalls neues Gewebe längs der Schnittflächen. Hier bildet sich die neue Symmetrielinie aber auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe. Es wird also die Medianebene auf der Grenze des alten Materiales gebildet. Dann ist aber zur Erzielung einer organischen Beziehung zu der neuen Medianebene natürlich eine tiefgreifende Umarbeitung des alten Materiales nötig.

Bei denjenigen Formen, bei denen die Neuordnung gänzlich in dem alten Gewebe vor sich geht, sind die Zustandsveränderungen natürlich weit schwieriger zu deuten. Einen Übergang stellt in gewisser Beziehung Hydra dar. Da es sich indessen bei diesem Tier um einen radiär-symmetrischen Organismus und nicht um einen bilateral-symmetrischen handelt, so sind die Vorgänge nicht so klar zu übersehen. Schneidet man ein zylindrisches Stück aus dem Körper heraus, und halbiert dasselbe dann durch einen Längsschnitt in zwei Halbzylinder, so rollen sich die beiden Hälften zusammen und bilden einen Ganzzylinder von kleineren Dimensionen. An den verschmolzenen Schnitträndern bildet sich nur wenig neues Gewebe, von einem Wiederersatz des Fehlenden ist gar keine Rede, es bildet sich vielmehr direkt aus dem alten Stück eine neue Hydra von halber Größe. Diese besitzt die typische radiär-symmetrische Form, die neue Symmetrieachse muß also in die Mitte des neugebildeten Zylinders gerückt sein. Bei bilateral-symmetrischen Tieren, die durch Morpholaxis regenerieren, sind ähnliche Untersuchungen leider noch nicht angestellt worden, sodaß wir auf den Vergleich mit dem Verhalten bilateral-symmetrischer Eier zurückgreifen müssen. Indessen geben uns ja die eben bei Planarien und Hydren beschriebenen Vorgänge einen Fingerzeig, wie wir uns den Ablauf der strukturellen Veränderungen bei erwachsenen bilateral-symmetrischen Tieren denken müssen, die in ihnen zur Bildung neuer Symmetrieebenen führen. Der Gang der Ereignisse muß ungefähr folgender sein. Nach der Zerschneidung in zwei Stücke heilen in jedem Stück die Schnittenden zusammen, dann nehmen die Stücke nach und nach eine symmetrische Form an. Man kann sich wohl denken, daß die

regelmäßige Form der Stücke das Auftreten einer physiologischen Symmetrieebene in ihrer Mitte begünstigt. Oder aber man muß annehmen, daß die alte Symmetrieebene von den Rändern her langsam nach der Mitte zu rückt, bis ein gewisses Gleichgewicht der Gewebespannung erreicht ist. Diese Schlüsse sind ja natürlich reine Hypothesen und beruhen lediglich auf der unerwiesenen Annahme, daß bei Bruchstücken eines Organismus Wechselbeziehungen und Wechselwirkungen zwischen äußerer und innerer Symmetrie bestehen und zwar derart, daß, wenn symmetrische Veränderungen der äußeren Form eines Stückes auftreten, die teilweise das Ergebnis rein physikalischer Faktoren sind, dadurch auf den symmetrischen Aufbau der inneren Gewebe ein direkter Einfluß ausgeübt wird. Diese Annahme ist freilich recht künstlich, doch finde ich bis jetzt keine plausiblere Erklärung.

Im Sinne diese Analyse werden wir also annehmen, daß das befruchtete Ei eine bilaterale Struktur besitzt, und daß — wenigstens meistenteils — die Symmetrieebene mit der ersten Furchungsebene zusammenfällt. Wenn dann die Blastomeren isoliert werden, müssen Veränderungen in ihnen eintreten, ähnlich wie wir sie oben skizziert haben. Der Reiz wird dadurch gegeben, daß die isolierten Blastomeren infolge äußerer Einwirkung aufs neue die Kugelform annehmen. Die neue Symmetrieebene wird dann, wie wir es oben geschildert haben, von der Seite aus, wo der Zusammenhang mit der anderen Blastomere gelöst ist, und wo sich die alte Symmetrieebene befunden hat, in die Mitte der neuen Kugel rücken.

Ein Experiment von Delage zeigt, daß die Strukturverhältnisse vor der Auflösung des Keimbläschens, wobei der Kernsaft in das Protoplasma ergossen wird, andere sind, als nachher. Zerschneidet man ein unreifes Seesternei, d. h. ein solches, bei welchem das Keimbläschen noch vorhanden ist, so kann dieses kernlose Stück nicht befruchtet werden. Wird diese Operation (Merogonie) aber ausgeführt, nachdem das Keimbläschen sich aufgelöst und die erste Richtungsspindel gebildet hat, ist eine Befruchtung des kernlosen Stückes möglich. Auch Boveris Beobachtungen (1901) über die Änderungen der Pigmentverteilung während der Reifungsperiode beim Ei von *Strongylocentrotus lividus* weisen darauf hin, daß während der Reifeperiode wichtige Strukturveränderungen innerhalb des Eies vor sich gehen. Bei diesem Ei sind die Pigmentkörnchen zuerst diffus durch das ganze Ei verteilt. Wenn aber die Richtungskörper ausgestoßen sind, ordnet sich das Pigment zu einem Band, daß in ganz bestimmter Entfernung von den Polen rund um das Ei läuft. Man kann daraus schließen, daß der Eidotter sich zu dieser Zeit in einer Weise anordnet, daß die primären polaren Differenzierungen ausgebildet werden. Auch die Versuche von E. B. Wilson am Ei von Cerebratulus (1903) weisen darauf hin, daß die Reifungszeit die kritische Periode ist, in der diejenigen Umände-

rungen im Protoplasma vor sich gehen, durch welche die Richtung der ersten Furche bestimmt wird. Zerschneidet man nämlich ein solches Ei vor der Reifungsteilung, so teilt sich ein kernhaltiges Fragment nach der Befruchtung wie ein Ganzei. Schneidet man das Ei aber nach Beginn der Reifungsteilung in Stücke, so furcht sich ein kernhaltiges Fragment wie ein Teil eines Ganzen.

Eine ganze Reihe von Beobachtungen lassen darauf schließen, daß die Struktur des Eies während der ersten Furchungs- und Entwicklungsstadien, bevor die eigentliche Differenzierung begonnen hat, eine außerordentlich labile ist. Nach Roux soll ja beim Froschei, und nach Wilson beim Seeigelei die Ebene der ersten Furche gewöhnlich in die Ebene der Kopulationsrichtung der Vorkerne fallen, eventuell sogar durch sie bestimmt werden (das ist die Linie, in welcher die beiden Vorkerne gegeneinander wandern). Nun fällt aber beim Frosch und beim Salamander die Medianebene des Embryos zwar am häufigsten mit der ersten, manchmal aber auch mit der zweiten, in etwa einem Drittel der Fälle sogar mit gar keiner der Furchungsebenen zusammen; wir sehen also, daß die erste Furchungsebene nicht notwendigerweise in die zukünftige Medianebene zu fallen braucht. Auch bei den Fischen besteht kein kausaler Zusammenhang zwischen den Furchungsebenen und den Richtungsebenen des Embryos; dieselben werden hier sicher von verschiedenen Faktoren bestimmt. Aus diesen Befunden dürfen wir nicht etwa auf die Abwesenheit einer Symmetrieebene im Ei schließen, sondern nur darauf, daß sie unabhängig von der Furchung entsteht und sich in sehr labilem Gleichgewicht befindet. Wahrscheinlich ist die bilaterale Organisation des Eies eine sehr einfache, so daß sie nach jeder Störung leicht wieder reguliert werden kann. Wir dürfen auch nicht annehmen, daß die Organisation des Embryos vollkommen dieselbe ist, wie die des Eies, wenn es auch sicher ist, daß schon das Ei eine ganz bestimmte, für jede Spezies charakteristische Struktur besitzt. So lange wir aber das Wesen dieser Struktur selbst nicht kennen, ist es müßig, Betrachtungen darüber anzustellen, wie Änderungen dieser Struktur zustande kommen können.

Ich möchte hier noch an ein Experiment von Pflüger erinnern, das sich ebenfalls auf den Zusammenhang zwischen Lokalisation des Embryos und der symmetrischen Verteilung des Protoplasmas zu beiden Seiten einer Symmetrieebene bezieht und das unsere Auffassung der Dinge bestätigt. Pflüger fand, daß, wenn man ein Ei in schiefer Zwangslage fixiert, die erste Furche zwar durch jeden beliebigen Meridian hindurchgehen kann, der Embryo sich aber immer auf dem primären Meridian anlegt, der durch den höchsten Punkt des Eies geht. Nun wissen wir aus Borns Befunden, daß bei einem in dieser Weise behandelten Ei der Bildungsdotter vom primären animalen Pol aus nach dem sekundär höchsten Punkt des Eies aufsteigt und bei dieser

Gelegenheit auch den Kern mit sich nimmt. Da nun die erste Furche immer senkrecht zur Spindel des Furchungskernes stehen muß, so hängt die Lage der ersten Furchungsebene davon ab, wo der Kern sich bei Beginn des Furchungsprozesses zufällig befindet, und daher kann denn auch diese Ebene durch jeden beliebigen Eimeridian gehen. Die Meridianebene des Embryos dagegen wird durch die Symmetrieebene des Eies bestimmt, und diese Symmetrieebene wird immer diejenige primäre Meridianebene sein, welche durch den jeweilig höchsten Punkt des Eies geht, da in dieser Ebene der weiße Dotter absinkt und der braune aufsteigt (Borns Strömungsmeridan). Wenn diese Analyse richtig ist, so kann also die Stellung der Kernspindel und damit die Ebene der ersten Furchung rein mechanisch durch die Strömung des Dotters bestimmt werden. Die Medianebene des Embryos muß dagegen immer mit der durch die Umordnung des Dotters geschaffene Symmetrieebene des Eies zusammenfallen. Unter normalen Verhältnissen wird es gewöhnlich derselbe Faktor sein, der die Ebene der ersten Furche und die Medianebene des Embryos bestimmt. Der Wert des eben beschriebenen Experimentes liegt eben gerade darin, daß hier die Richtung der beiden Ebenen von zwei verschiedenen Faktoren bestimmt wird.

In jüngster Zeit hat sich Moszkowski näher mit diesem Problem beschäftigt, und die Faktoren, welche sowohl die erste Furche, als auch die Symmetrieebene des Froscheies bestimmen, einer eingehenden Analyse unterzogen. Er hat gefunden, daß der sogenannte graue Halbmond, der zuerst von Schultze und Roux und später von Morgan und Umé Tsuda am Ei von *Rana fusca* entdeckt worden ist, sich bereits Dreiviertelstunden nach der Befruchtung zu entwickeln beginnt, und zwar in dem primären Meridian der durch den höchsten Punkt des Eies geht. Durch Auftreten dieses grauen Feldes erhält das bis dahin radiär-symmetrische Ei eine bilaterale Symmetrie. Die Ebene der ersten Furchung geht in der Regel auch durch die Mitte des grauen Feldes hindurch. Ebenso entsteht bei in schiefer Zwangslage fixierten Eiern in dem durch den höchsten Punkt des Eies gehenden primären Meridian ein graues Feld, das in zwei Dritteln der Fälle Beziehungen zur ersten bzw. zweiten Furchungsebene hat und durch welche immer die Medianebene des Embryos geht. Es entsteht dadurch, daß beim Abströmen des weißen Dotters eine dünne, weiße Platte infolge ihrer größeren Zähigkeit stehen bleibt, die dann von dem aufsteigenden braunen Dotter unterlagert wird. Der Gedanke liegt nahe, daß auch normalerweise dies graue Feld durch Schwerkraftswirkung entsteht, zumal ja die Eier die ersten Dreiviertelstunden nach der Befruchtung, wie schon Roux betont, sich in »physiologischer« schiefer Zwangslage befinden. Moszkowski meinte daher, daß auch unter normalen Verhältnissen die Schwerkraft derjenige Faktor sei,

der die Medianebene des künftigen Embryos bestimmt. Nun hat aber Kathariner Froscheier während der gesamten Furchung in ständiger Strudelung erhalten, und diese Eier entwickelten sich trotzdem normal. Und auch Morgan (1902) hat gezeigt, daß Kröteneier, die vom Moment der Befruchtung an in ständiger, rascher, ungeordneter Bewegung gehalten werden, trotzdem eine normale Entwicklung nehmen können. Ein grauer Halbmond wird unter diesen Bedingungen allerdings nicht gebildet. Diese Resultate scheinen zu beweisen, daß eine normale Entwicklung auch ohne die Einwirkung der Schwerkraft zustande kommen kann. Welche Faktoren hier die Medianebene des Embryos bestimmen, ist noch nicht ganz klar. Vielleicht bestimmt hier wirklich die Kopulationsrichtung der Vorkerne (Roux), vielleicht auch irgendein anderer, noch unbekannter Faktor die Ebene der ersten Furchung und die Medianebene des Embryos. Jedenfalls scheint es sehr wahrscheinlich, daß unter normalen Verhältnissen die Schwerkraft einer der Faktoren ist, die die Richtung der fraglichen beiden Ebenen bestimmt. Das wesentlichste Ergebnis der Analyse Moszkowskis ist jedoch die Beobachtung, daß nach der Befruchtung im Froschei eine Symmetrieebene gebildet wird, die mit der späteren Medianebene des Embryos zusammenfällt, und daß die Herausbildung dieser Symmetrieebene zeitlich direkt mit der Ausstoßung der beiden Richtungskörper, also der Reifung des Eies, übereinstimmt.

Eine andere außerordentlich wichtige Frage ist die nach der prospektiven Bedeutung und der prospektiven Potenz der einzelnen Zellen. Hertwig (1893) führt die Entwicklung auf eine Wechselwirkung der einzelnen Zellen aufeinander zurück. Driesch glaubt zwar, daß die prospektive Bedeutung der einzelnen Blastomeren eine Funktion ihrer relativen Lage im Ganzen ist, über die Rolle und die Potenzen der einzelnen Zellen für sich allein, ohne Beziehung zum Ganzen betrachtet, spricht er sich jedoch nicht aus. Withmann und andere haben die Unzulänglicheit der Zellentheorie für das Verständnis der Ontogenese betont. Nach ihrer Meinung entwickelt sich der Embryo als Ganzes nach einem festliegenden Bauplan, ohne Rücksicht auf die Zellgrenzen. Auch ich neige angesichts der neueren Forschungsergebnisse dieser Ansicht zu. Driesch hat gleichfalls in seinen letzten Arbeiten die auf der Zellulartheorie aufgebaute Anschauung Hertwigs bekämpft, Wilson endlich nimmt in seinem Buch »The cell« einen ähnlichen Standpunkt ein. Die Entwicklung einer typischen Seeigel- oder Amphioxuslarve aus der Hälfte oder sogar nur einem Viertel der normalen Zellzahl läßt die Unbrauchbarkeit der Zellentheorie für die Erklärung ontogenetischer Vorgänge erkennen. Nun gibt uns die Entdeckung der kontinuierlichen protoplasmatischen Brücken zwischen den einzelnen Nachbarzellen und das Vorhandensein von protoplasmatischen Verbindungen zwischen den gesamten Zellen des Organismus, wie das G. F. Andrews

(1897) gefunden hat, einen Fingerzeig, wie wir uns den gesamten Keim als Ganzes, als Basis der embryonalen Entwicklung vorzustellen hätten, ohne die eigentlichen Entwicklungsprinzipien in die nächst niedrigen Einheiten, die Zellen, verlegen zu müssen. Diese Ansicht verliert auch durch die Tatsache nicht an Wert, daß wir die Kerne als einzelne Kraftzentren erkannt haben, deren Wirkungssphäre strikt auf ihre Zellen beschränkt ist. Wir wissen ja so wenig über die Wechselwirkungen und Wechselbeziehungen zwischen Zelleib und Zellkern, daß wir auf dieser Basis keine irgendwie brauchbare Hypothese aufbauen können.

Von ganz fundamentaler Wichtigkeit ist die Entdeckung von der Existenz eines sogenannten Keiminimums, d. h. des geringsten Eifragments, das noch imstande ist, einen ganzen Organismus zu bilden. Wir sahen, daß Eifragmente vom Seeigel, die kleiner als $^1/_{16}$ Ei sind, sich nicht einmal bis zur Gastrula entwickeln können. Beim Amphioxus scheint schon eine Einachtelblastomere das Keimminimum darzustellen. Und bei erwachsenen Tieren finden wir, daß Bruchstücke, die unter eine untere Größengrenze heruntergehen, nicht mehr regenerieren können. Für Hydra, Tubularia, Planaria und Stentor ist das direkt nachgewiesen worden und gilt wahrscheinlich auch für sämtliche anderen Formen. Diese Resultate sind besonders dann so lehrreich, wenn es sich um Stücke handelt, die alle die Elemente enthalten, die zur Regeneration nötig sind, da sie aus Körperteilen stammen, die sich bei anderen Experimenten als totipotent erwiesen haben. Hier ist kein Zweifel daran, daß die Unfähigkeit, zu regenerieren, ausschließlich auf die Kleinheit der Stücke zurückzuführen ist.

In sehr vielen Fällen wird man also die Unfähigkeit sehr kleiner Stücke, sich zu entwickeln, auf den Mangel an genügendem Anlagematerial zurückführen können. Indessen reicht diese Erklärung allein nicht aus, da so kleine Stücke ja nicht einmal Teilgebilde zu erzeugen pflegen. Ich neige der Ansicht zu, daß die Oberflächenspannung kleiner Stücke zu groß oder doch wenigstens von der größerer so verschieden ist, daß der gegenseitige Druck der einzelnen Bestandteile aufeinander die Weiterentwicklung hemmt. Ist diese Ansicht richtig so, ist in diesen Fällen also der entscheidende, entwicklungshemmende Faktor physikalischer Natur.

Unter Berücksichtigung der durch die obige Analyse gewonnenen Erkenntnis wollen wir jetzt die verschiedenen neueren Entwicklungstheorien einer intensiveren Kritik unterziehen.

Wir sagten bereits, daß Hertwig eine eigene, der Roux-Weismannschen Theorie strikt widersprechende Anschauung formuliert hat. Nach ihm wird durch die Furchung das Ei in eine Menge äquivalenter Bausteine zerlegt, — eine Idee, die vorher schon von Pflüger ausgesprochen worden war. Die Zellen werden als Einheiten angesehen, und die Ent-

wicklung als das Produkt der Wechselwirkungen der Zellen aufeinander aufgefaßt. Derartige Wechselwirkungen nimmt ja auch Roux für die späteren Stadien der Entwicklung an. So bringt Hertwig in seiner Theorie nichts wesentlich Neues, sondern er trägt von den verschiedensten Seiten her Bausteine zusammen, um daraus ein eigenes Gebäude zu errichten. Man hat Hertwigs Anschauungen entgegengehalten, daß durch die Wechselwirkungen gleichwertiger Zellen aufeinander niemals neue ontogenetische Prozesse eingeleitet werden könnten. Diesem Einwurf läßt sich jedoch mit einer kleinen Modifikation der Hertwigschen Anschauungen leicht begegnen, indem wir nämlich die Zellen nicht für wesentlich gleich, sondern nur für äquipotent ansehen. Der wertvollste Bestandteil von Hertwigs Auseinandersetzungen ist jedenfalls die geradezu vernichtende Kritik, der er die Roux-Weismannsche Ansicht unterzogen hat. Hertwig meint, daß jedes Stadium der Embryonalentwicklung eine Folge des vorangegangenen und Ursache des folgenden Stadiums ist. Man würde nach seiner Meinung mit der genauen Kenntnis sämtlicher Stadien, die der Embryo vom Ei bis zum erwachsenen Organismus durchzumachen hat, die Gesetze der Entwicklung vollständig durchschauen. Er meint, daß wir niemals hoffen können, mehr als diese rein deskriptive Kenntnis zu erlangen. In diesem Punkt ist Hertwig sowohl von Driesch wie von Roux heftig angegriffen worden. Die beiden Forscher versuchen ihm nachzuweisen, daß man mit rein deskriptiven Kenntnissen des Normalen über die kausalen Beziehungen nichts erführe; denn wenn ich auch weiß, daß ein Stadium die Bedingung des folgenden ist, so weiß ich doch nichts darüber, warum das so ist. Wenn ich weiß, daß die Befruchtung Vorbedingung der Furchung ist, so weiß ich damit weder, was die Furchung bezweckt, noch wieso sie eingeleitet wird, noch wie ein Furchungsstadium aus dem anderen hervorgeht usw. So enthält z. B. die Blastula potentiell die Gastrula in sich. Wenn aber einer sagen wollte, daß die Blastula, physikalisch gesprochen, die Ursache der Gastrula wäre, so würde er damit nur beweisen, daß er vom Begriff kausaler Erkenntnis keine Ahnung hat. Wenn Hertwigs Anschauung richtig wäre, dann gäbe es in der Embryonalentwicklung so viel Ursachen wie Embryonalstadien. Und ein Katalog sämtlicher ontogenetischer Ursachen müßte so viel Nummern enthalten, wie das Produkt sämtlicher Formen aus sämtlichen einzelnen Embryonalstadien ausmacht. Wir aber wollen die speziellen Bedingungen der einzelnen ontogenetischen Vorgänge aufdecken, in der Hoffnung, daß die im Einzelfalle gefundene Erkenntnis mit größter Wahrscheinlichkeit auch auf die ganze Reihe analoger Fälle ausgedehnt werden kann.

Driesch hat seine theoretischen Anschauungen in seiner »analytischen Theorie der Entwicklung« niedergelegt. Er hat dieselben allerdings in seinen späteren Veröffentlichungen erheblich modifiziert.

Es ist nicht ganz leicht, Drieschs außerordentlich eingehende und exakte Analyse mit wenigen Worten wiederzugeben. Die Quintessenz seiner Ausführungen gipfelt schließlich darin, daß die prospektive Bedeutung jeder Blastomere die Funktion ihrer Lage im Ganzen ist. — Unter Funktion versteht Driesch »ein Abhängigkeitsverhältnis allgemeiner unbestimmter Art«. Er will mit diesem Satz einfach ausdrücken, daß jede Zelle mit jeder anderen vertauscht werden kann, ohne daß die Entwicklung damit irgendwie gestört wird. Die ganze Entwicklung wird als eine Abfolge einiger weniger elementaren Vorgänge angesehen, die durch die Struktur, d. h. den protoplasmatischen Bau des Eies gegeben sind. Jeder elementare Prozeß muß eine Ursache haben, und ist zugleich selbst Ursache für die folgenden Prozesse, d. h. mit dem Fertigsein der Phase *A* ist zugleich auch eine der Ursachen für die Phase *B* gegeben. Der erste Elementarprozeß ist die Furchung, die durch die Befruchtung ausgelöst wird. Nachdem eine Reihe von Zellen gebildet worden sind, kommt der Furchungsprozeß zum Stillstand. Er hat zur Bildung einer Reihe von Furchungszellen mit ähnlichem Kern, aber differentem Protoplasma geführt. Das Resultat der Furchung ist die Blastula. Diejenigen Organe, deren Bildung von Blastulazellen als solchen ausgeht, nennt Driesch primäre Organe, die Vorgänge, die zu ihrer Bildung führen, primäre Elementarvorgänge. Die primären Organe sind beispielsweise beim Seeigel der Urdarm, das Mesenchym, der Wimperring und der Mund. Sekundäre Organe sind solche, die sich erst aus den primären Organen bilden, wie z. B. die Cölomtaschen. »Es ist ein wesentlicher, für primäre Vorgänge bewiesener Bestandteil meines Entwicklungsschemas, daß ein Organ höherer Ordnung an einem solchen niederer erst dann durch Auslösung in seiner Bildung eingeleitet werden kann, wenn letzteres vollendet ist.« Es kann also die Gastrulabildung nicht ausgelöst werden, bevor die Blastula fertig ist, und auch die sekundären Elementarvorgänge, welche an der Gastrula die Bildung sekundärer Elementarorgane auslösen, können nicht eher einsetzen, als bis die Gastrula fertig ist. Es muß jedes Organ, das auf einen Reiz reagiert, erstens einmal die Fähigkeit haben, den Reiz zu perzipieren, und zweitens die Fähigkeit, darauf zu antworten. Auch in der anorganischen Natur hängt jede Reaktion erstens von einer spezifischen Aufnahmefähigkeit und zweitens von einer spezifischen Antwortsfähigkeit ab. Driesch nimmt an, daß die spezifische Aufnahmefähigkeit im Protoplasma und die Reaktionsfähigkeit im Kern jeder Zelle begründet liege. Auf diese Weise versucht er, dem Widerspruch zu begegnen, der sich aus der Annahme der Totipotenz der Kerne auf der einen, und der einer spezifischen differenten Reaktion auf der anderen Seite ergibt. Denn Kerne, welche in Protoplasma von differentem Bau liegen, werden ja natürlich auch verschiedene Reize erhalten und daher in verschiedener Weise antworten.

In der spezifischen Natur der Kernsubstanz jeder Zelle liegt ihre prospektive Potenz begründet. Die aktuellen Möglichkeiten aber liegen im protoplasmatischen Bau. Das heißt mit anderen Worten: Jeder Kern besitzt potentiell die Fähigkeit, den gesamten Organismus aus sich bilden zu können, daß aber aus dieser Zelle eine Sinneszelle und keine Drüsenzelle, aus jener eine Ganglien- und keine Bindegewebszelle geworden ist, dafür liegen die Gründe im Bau des Eiprotoplasmas. Während nun in den ersten Stadien der Ontogenese die Differenzen im protoplasmatischen Bau der einzelnen Blastomeren noch keine sehr erheblichen sind, werden sie mit der fortschreitenden Entwicklung immer größer. Es werden also im Lauf der Entwicklung die aktuellen ontogenetischen Möglichkeiten der einzelnen Zellen immer mehr beschränkt. Potentiell aber sind sie, insofern sie einen Kern besitzen, Trägerin der Totalität aller Anlagen. Im Laufe der Entwicklung schafft also jede Auslösungsursache nicht nur neue chemische Spezifizität und damit die Basis des neuen Elementarvorganges als solchen, sondern sie schafft in dieser Spezifizität zugleich die Beschränkung der aktuellen Möglichkeiten der Zelle, indem eben wegen derselben die neugeschaffene Zelle einer geringeren Anzahl von Reizen empfangszugänglich ist Jeder Elementarprozeß ist also nicht nur Ursache für Folgendes, sondern kraft seiner Spezifizität ist er auch zugleich spezifische Empfangsstation für das Zukünftige. Eben das ist seine prospektive Potenz, darin ist sie begründet. Die Entwicklung nimmt ihren Ausgang von einigen wenigen geordneten Mannigfaltigkeiten, die im Eibau gegeben sind, aus. Aber diese Mannigfaltigkeiten schaffen sich durch Wirkungen aufeinander neue Mannigfaltigkeiten, und letztere können nun wieder auf die ursprünglichen ihrerseits wirkend neue Differenzen schaffen und so fort. Mit jedem Effekt zugleich ist eine neue Ursache und die Möglichkeit neuer spezifischer Wirkung gegeben, nämlich eine spezifische Reizempfangsstation. Auf diese Weise entwickelt sich aus den einfachen Mannigfaltigkeiten, die im Ei gegeben sind, die komplizierte Form des Embryos.

Bei diesem kurzen Abriß der wichtigsten Punkte von Drieschs Hypothese habe ich einige Punkte mit Absicht ausgelassen, die meiner Meinung nach die berechtigten Grenzen wissenschaftlicher Spekulation überschreiten, z. B. die Kausalharmonie der Entwicklungsvorgänge. Andere Punkte sind unberücksichtigt geblieben, weil sie durch neuere Arbeiten inzwischen wieder erledigt worden sind. Aber auch sonst bietet die Hypothese eine Reihe von Angriffspunkten. Die Basis von Tatsachen, auf der sie sich aufbaut, ist eine recht schwache. Driesch hat ja in der Tat auch die Anschauungen der »analytischen Theorie« in späteren Schriften erheblich modifiziert. Die außerordentliche Bedeutung dieser Arbeit soll damit nicht verkannt werden, denn sie stellt den ersten Versuch dar, auf erkenntnis-kritischem Wege und auf

Grund der neueren Forschungen den epigenetischen Gang der Entwicklung kausal zu begründen. Selbst wenn die Argumentation sich als unrichtig erweisen sollte, so wird es doch immer eine interessante Arbeitshypothese bleiben, die neue Gesichtspunkte für die Betrachtung ontogenetischer Vorgänge eröffnet hat.

In späteren Schriften, vor allem in denen, die sich mit der Lokalisation morphogenetischer Vorgänge befassen, und ganz besonders in seinen »organischen Regulationen« versucht Driesch den Nachweis autonomer, vitalistischer Gesetzmäßigkeit sowohl bei der Entwicklung als auch bei der Regeneration zu führen. Er geht dabei von denjenigen Experimenten aus, die wir auf Seite 323 beschrieben haben, wo nämlich die Gastrula vom Seeigel in zwei Teile geteilt und dann jeder Teil zu einem zwar kleineren, aber vollständig wohlproportionierten Embryo wurde. Zur Zeit der Operation hat sich der Darm noch nicht in die drei charakteristischen Abschnitte eingeteilt. Nun bildet das hintere Teilstück, das die hinteren Partien des alten Darmes enthält, einen neuen Embryo von geringerer Größe, dessen Darm sich ebenso wie bei der normalen Entwicklung in drei Teile teilt, die untereinander und im Verhältnis zum Ganzen dieselben Proportionen besitzen wie bei der normalen Entwicklung. Hier liegt etwas vor, was nach Driesch nicht auf rein physikalisch-chemische Faktoren zurückgeführt werden kann. Hier muß sich etwas Autonomes, nur dem Leben Zukommendes ereignen. Driesch hat in seinen »organischen Regulationen« zwei Beweise für die Autonomie der Lebensvorgänge gegeben.[1]) Der erste Beweis stützt sich auf die »Differenzierung harmonisch-aequipotentieller Systeme«. Ein harmonisch-aequipotentielles System ist ein solches, an dem jedes Element jedes leisten kann und in dem alles, was kraft der vorliegenden Potenzen wirklich in diesem einzelnen Falle entsteht, zueinander in ganz bestimmte Beziehungen gesetzt ist. Wenn der Entwicklung eine physikalisch-chemische Maschine zugrunde läge, so könnte man nicht, wie es bei dem harmonisch-aequipotentiellen Systeme möglich ist, die einzelnen Teile miteinander vertauschen, oder gar einzelne Teile ganz entfernen, ohne daß die Entwicklung in der fundamentalsten Weise gestört und verwirrt wird. Äußere Faktoren glaubt Driesch bei der Ontogenese ausschalten zu können, und so bleibt nach Driesch nichts übrig, als das Vorhandensein eines autonom-vitalistischen Prozesses anzunehmen. Nun ist aber diese Beweisführung wohl nicht streng logisch, denn abgesehen davon, daß bei einigen Versuchen gewisse äußere Faktoren als ganz sicher wirksam erkannt sind (beispielsweise im Falle der Morganschen Umkehr-Anstichversuche), findet doch ein steter Stoff-

[1]) In einer späteren Schrift »Die Seele als elementarer Naturfaktor« fügt er noch drei weitere Beweise hinzu, die wir indessen hier nicht diskutieren können, weil uns das zu weit vom Thema ab führen würde.

austausch zwischen den Zellen und ihrer Umgebung statt, sodaß von einem gänzlichen Ausschluß äußerer Faktoren nicht die Rede sein kann. Der zweite Beweis für die Autonomie der Lebensvorgänge beruht nach Driesch auf der Entwicklung »der aequipotentiellen Systeme mit komplexen Potenzen«. Der Unterschied zwischen den beiden Systemen beruht darauf, daß bei dem harmonisch-aequipotentiellen das gesamte System gleichzeitig in Differenzierung tritt, während bei den Systemen mit komplexen Potenzen die Entwicklung nur von einer Stelle ausgeht, der Rest aber auf dem alten Differenzierungszustand verharrt. Wir haben bei ersterer Art von Systemen also Abhängigkeit der Entwicklung der einzelnen Elemente voneinander, bei letzterer Unabhängigkeit. Die Elemente jener Systeme entwickeln sich in steter Beziehung und Harmonie zueinander, die Elemente dieser jedes für sich allein. Als ein solches System mit komplexen Potenzen ist auch der Eierstock anzusehen. Seine Elemente, die Eier, übrigens genau so die Spermatozoen, entstehen aus einer Urgeschlechtszelle, welche, da ihre sämtlichen Abkömmlinge natürlich qualitativ gleich sein müssen, sich so teilen müßte, daß ihre Teilprodukte nach der Teilung sich und dem Ganzen ähnlich wären. Das ist aber schlechterdings unmöglich. Können wir doch nicht einmal eine ebene Figur durch eine Linie oder Kurve in zwei ähnliche Teile teilen, geschweige denn eine körperliche Maschine, die »nach den drei Raumdimensionen typisch-spezifische Differenzen aufweist«. Und nur eine derartige Maschine ist imstande, etwas nach drei Dimensionen typisch-spezifisch Differentes aus sich hervorgehen zu lassen, wenn man, was Driesch nach dem Ergebnis der Experimente für zweifellos hält, äußere Faktoren als spezifitätsbestimmend ausschließt. Oder aber die beiden Teilstücke nach einer Teilung müßten qualitativ ungleich, etwa spiegelbildlich sein und sich erst nachher vervollständigen; wohl verstanden, es handelt sich um keine quantitative Vervollständigung. Eine solche könnte leicht durch Assimilation erfolgen. Was hier in Frage kommt, ist eine qualitative Vervollständigung, die beiden Teilstücke müssten etwas erzeugen, was noch gar nicht da ist. Dazu ist aber offenbar wieder ein neuer Apparat notwendig, und ebenso lägen die Verhältnisse bei der nächsten Teilung und so fort in infinitum. Hätte jeder Organismus nur ein Ei bzw. Spermatozoon, so könnte die Weismannsche Theorie stimmen, die Genese aber einer außerordentlich großen Zahl von Geschlechtsprodukten ist mit den Prinzipien dieser Lehre unvereinbar. Gesagt worden ist das schon vor Driesch, so von Haacke und Kassowitz; aber erst Driesch hat die Konsequenzen aus dieser Auffassung gezogen. Nicht nur Weismanns, sondern überhaupt jede Maschinentheorie muß mit dieser Erkenntnis fallen. Denn, wie schon gesagt, nur eine Maschine, die nach den drei Dimensionen typisch-spezifisch different ist, kann bei Abwesenheit äußerer Faktoren etwas nach drei Dimensionen typisch-spezifisch Differentes aus sich

hervorgehen lassen, eine solche Maschine aber ist unmöglich, da sie sich nicht in zwei sich und dem Ganzen ähnliche Teile teilen könnte. Damit ist aber bewiesen, daß für die Genese derartiger Systeme, die wie die Geschlechtsprodukte eine große Menge von Differenzierungsmannigfaltigkeiten implicite in sich tragen, eine materialistische Erklärungsmöglichkeit nicht vorliegt, wir mithin genötigt sind, für diese Fälle eine eigene, von den Gesetzen der Physik und Chemie prinzipiell verschiedene Gesetzlichkeit anzunehmen. Auch dieser Beweis basiert hauptsächlich darauf, daß Driesch das Vorhandensein äußerer Faktoren bei der Ontogenese leugnen zu können glaubt.

Im übrigen sei darauf aufmerksam gemacht, daß das Beispiel, welches Driesch für seinen ersten Beweis gewählt hat, nur eins von den vielen Fällen ist, wo die Entwicklung von Teilstücken proportional ihrer Größe vor sich geht. Schon vor Driesch hat man derartige Fälle gekannt und der Drieschsche Fall ist nur ein besonders prägnantes Beispiel. Wir können darin also keine neue Tatsache finden, die die Aufstellung eines neuen vitalistischen Prinzips notwendig machte. Der Fall läßt sich sehr wohl auf andere Weise erklären, nämlich so, daß bei der Entwicklung jedes Organ, wenigstens in gewissen Grenzen, die Größe und die Proportionalität seiner Elemente selbst bestimmt bzw. im Verhältnis zu dem vorhandenen Material reguliert. Das vitalistische Prinzip, welches nach Driesch sich in diesen Versuchen manifestiert, ist nichts anderes, als der längst bekannte Vorgang, daß kleinere Stücke dieselben Organe, nur in kleinerem Maßstabe bilden. Und diese Vorgänge sind schon von zahllosen Schriftstellern als eine der bemerkenswertesten Erscheinungen bei der Regeneration und der Entwicklung beschrieben worden.

In der Drieschschen Auffassung steckt etwas von dem, was die alten Autoren mit dem Wort »Lebenskraft« bezeichnet haben. Die Anwendung des Wortes Kraft in dieser Verbindung ist oft, und wie mir scheint, mit Recht beanstandet worden, da sie den Anschein erwecken muß, als dächte man an dasselbe, was die Physik mit dem Ausdruck »Kraft« bezeichnet. Die Grundfrage ist aber gerade die, ob die Entwicklung einer ganz bestimmten typischen Form auf der Wirkung von einer oder mehreren »Kräften« beruht, oder ob sie zu einer Kategorie von Wirkungen gehört, wie sie weder die Physik noch die Chemie kennt. Wenn wir einfach sagen, daß die lebende Substanz die Fähigkeit besitzt, gewisse mehr oder weniger typische Formen anzunehmen, so ist das nur eine Wiedergabe dessen, was geschieht, ohne daß wir versuchen, den Vorgang einer bestimmten Kategorie von Erscheinungen unterzuordnen. So wie wir mehr erfahren wollen, so geraten wir leicht in Gefahr, uns in metaphysischen Spekulationen zu verlieren, da wir unmittelbare Erfahrungen, die uns leiten könnten, nur wenige besitzen. Soviel ist jedenfalls sicher, eine chemische oder physi-

kalische Maschine, die so gebaut wäre, daß sie die Entwicklung der Eier zu einer bestimmten Form bewirken könnte, ist wenigstens beim heutigen Stande der Wissenschaft nicht denkbar. Wir dürfen sogar noch weiter gehen und behaupten, daß die Gründe für die Entwicklung hinter jeder möglichen Erkenntnis liegen, wie übrigens auch das kausale Verständnis einer Reihe physikalischer und chemischer Vorgänge, sogar solcher allereinfachster Natur, jenseits der Grenzen unserer Vernunft liegt. Aber direkt vitalistische Prinzipien einzuführen scheint mir mißlich. Alles, was wir bis jetzt sagen können, ist meiner Meinung nach, daß wir eine Reihe von Vorgängen im Leben der Organismen erkannt haben, die wir vorläufig nicht »erklären« und vielleicht niemals werden auf materialistischem Wege erklären können.

Driesch behauptet, daß wir die Entwicklung eines Eies zu einem Ganzen und die Fähigkeit des Eies Schädigungen durch Regulationen wieder auszugleichen, nur vom Standpunkt einer teleologischen Betrachtungsweise aus verstehen können. Nach seiner Meinung sind im Keim bereits sämtliche Bedingungen des fertigen Organismus gegeben. Der Keim entwickelt sich in Hinsicht auf ein bestimmtes Ziel zu; er ist also ein System, τὸ τέλος ἐν ἑαυτῷ ἔχον, mit anderen Worten: er besitzt Entelechie, um den alten aristotelischen Ausdruck zu gebrauchen.[1]) Die finale Betrachtungsweise kann jedoch unserer Meinung nach nur als heuristisches Prinzip angesehen werden, rein formal stellt sie eine schätzenswerte Bereicherung unserer Methodik dar; eine »dynamische Teleologie« aber, die ganz unmittelbar spezifitätsbestimmend ist, wie Driesch das will, hat im Rahmen naturwissenschaftlicher Betrachtungsweise unserer Meinung nach keinen Platz, denn nicht nach »Gründen« soll der Naturforscher suchen, sondern nichts tun, als die Bedingungen fixieren, unter denen diese oder jene Erscheinung eintritt. Eine naturwissenschaftliche Erklärung beginnt mit »wenn« und nicht mit »weil«.

Wilson hat sich im Jahre 1894 gleichfalls gegen die Rouxschen Anschauungen der qualitativen Kernteilung gewandt. Er steht ebenfalls auf dem Standpunkt der Lehre von der Totipotenz der Furchungszellen. Auch der Anschauung von der fortschreitenden Differenzierung der Zellen während der Entwicklung ist er beigetreten. In einer späteren Mitteilung (1896) stellt er sich vollständig auf den Boden der Hertwig-Drieschschen Auffassung: »That the various degrees of partial development beginning with the echinoderm egg and culminating in the gasteropod, may be due to varying conditions of the eggcytoplasm in the diferent forms«. Wilson ist ferner der Meinung, daß sich mit unserer fortschreitenden Erkenntnis eine lückenlose Reihe ohne scharfe Übergänge wird aufstellen lassen, an deren einem Ende sich Formen

---

[1]) Goethe hat in der »Metamorphose der Pflanzen« Ähnliches behauptet.

befinden, die sich nach dem Typus vom Amphioxus entwickeln, während am anderen Ende die Formen stehen, deren Entwicklung nach dem Typus des Ctenophoren- und Gastrapodeneies sich vollzieht. Jedenfalls muß es möglich sein, die Entwicklung sämtlicher lebenden Formen unter einem Gesichtspunkt zu verstehen, »for it is certain, that development must be fundamentally of the same nature throughout the series, and the differences must be of secondary moment«.

Wenn wir also die Roux-Weismannsche Präformationstheorie, ebenso die Hertwigsche Theorie der Gleichwertigkeit der einzelnen Blastomeren und den Drieschschen Vitalismus gleichermaßen verwerfen, welchen Standpunkt nehmen wir dann selbst den Entwicklungsproblemen gegenüber ein? Wir wollen zum mindesten versuchen, unseren gegenwärtigen Standpunkt zu formulieren.

Das Dottermaterial des Eies ist so beschaffen, daß es durch die Furchung in kleine und kleinste Teile zerklüftet werden kann, ohne daß der charakteristische, organische Zusammenhang verlorengeht. Wenn eine präformierte Organisation dieses Materiales vorhanden wäre, könnte man sich schwer vorstellen, wie sie sich angesichts so tiefgreifender Veränderungen, wie sie durch die Furchung bedingt wird, behaupten kann. Die Furchungsebenen brauchen ja durchaus nicht, wie wir aus zahlreichen Experimenten wissen, mit den Symmetrieebenen des Embryos zusammenzufallen. Die vier ersten Blastomeren scheinen beim gewöhnlichen Furchungsverlauf wohl genau gleichwertig und totipotent zu sein, da aber die Medianebene des künftigen Embryos vor oder doch kurz nach der Befruchtung im Ei bereits potentiell vorhanden ist, so sind die beiden ersten Blastomeren in Wahrheit nur spiegelbildlich und nicht völlig gleich. Und die gleiche Argumentation gilt natürlich in noch verstärktem Maße für die vier ersten Zellen. Mit fortschreitender Zellteilung werden die räumlich sehr weit voneinander entfernt liegenden Zellen verschiedenes Dottermaterial enthalten, d. h. nach dem Vierzellenstadium (beim gewöhnlichen holoblastischen Furchungstypus) werden die einzelnen Zellen auch im Verhältnis nicht mehr dieselbe Menge der verschiedenen Arten des Eiinhaltes haben, wie die ersten vier Zellen. Dieser Unterschied in der Beschaffenheit des Protoplasmas ist ja sicherlich einer der Faktoren, die das Schicksal der betreffenden Zelle bestimmen. Der einzige Faktor scheint es indessen nicht zu sein. Hier kommen offenbar auch noch die Wechselwirkungen der einzelnen Zellen aufeinander in Frage. Welcher Natur diese Wechselwirkungen sind, ist noch gänzlich dunkel, und doch spricht alles dafür, daß wir hierin gerade einen der wichtigsten Faktoren der Entwicklung zu suchen haben. Ich vermute, daß der gegenseitige Druck der Zellen aufeinander diesen formbildenden Faktor darstellt. Das heißt, ich glaube, daß es sich um Kontaktwirkungen handelt, auf welche die verschiedenen Zellen verschieden reagieren. Diese Re-

aktionen haben Veränderungen chemischer Natur zur Folge, die wiederum Formveränderungen und in der Folge die gesamte Differenzierung auslösen.

Eins der charakteristischsten Merkmale der Struktur des Eies ist, daß ein Teil, der vom Ganzen losgelöst ist, ein neues Ganze werden kann. Dies scheint eine Grundeigentümlichkeit der lebenden Substanz zu sein. Allerdings findet man auch in der anorganischen Natur gewisse Analogien hierzu, beispielsweise kann sich ein Zyklon in zwei und mehr Teile teilen, von denen jeder wieder ein neues Zentrum bildet oder ein Flüssigkeitstropfen teilt sich, und jede Hälfte rundet sich sofort wieder zu einer neuen Kugel ab. Ein anderes Beispiel ist, daß, wenn ein sogenannter fließender Krystall geteilt wird, jede Hälfte unmittelbar die optischen Eigenschaften des Ganzen annimmt. Indessen fehlt bei allen diesen Vergleichen doch gerade das, was das Charakteristische der organischen Substanz bildet. Mit fortschreitender Entwicklung findet nämlich eine fortgesetzte Veränderung der Struktur statt, sodaß ein Stadium, welches einmal durchpassiert ist, nicht wiederholt werden kann, Beweis: Drieschs Experiment an der Blastula und Gastrula vom Seeigel- und Seesternei, fernerhin die Tatsache, daß die Regeneration bei erwachsenen Organismen keine einfache Wiederholung der Ontogenese ist. Durch die Veränderungen der protoplasmatischen Struktur werden eben neue Entwicklungsbedingungen gesetzt, entweder weil der Organismus nunmehr einer Reihe neuer innerer und äußerer Reize zugänglich ist, auf die er früher nicht reagieren konnte, wie Driesch meint, oder weil, was ich für gleich wahrscheinlich halte, derselbe Anstoß, der die ersten Entwicklungserscheinungen auslöste, gleich den Ablauf einer ganzen Kette von Reaktionen bewirkt, gleichwie eine chemische Reaktion oft eine ganz Reihe folgender nach sich zieht, die eben durch die molekulare Struktur der betreffenden Substanz bedingt werden. Der Unterschied zwischen unseren beiden Anschauungen ist folgender: Driesch supponiert das Vorhandensein von latenten Anlagen oder Kräften, oder wie er sie nennen will, die aktuell werden, wenn die geeigneten Bedingungen für ihre Auslösung geschaffen werden. Ich dagegen glaube, daß die Eistruktur sich in labilem Gleichgewicht befindet; durch den ersten Entwicklungsanstoß wird dieses Gleichgewicht gestört, und nun rollt sich die Entwicklung in regelmäßiger Folge durch eine Reihe von Stadien ab, bis ein neuer stabiler Gleichgewichtszustand erreicht ist. Beide Anschauungen sind natürlich nur Hypothesen und laufen vielleicht am letzten Ende auf dasselbe hinaus.

Keine Entwicklungstheorie darf die Rolle, die der Kern spielt, außer Betracht lassen. Wissen wir doch, daß selbst die allergröbsten väterlichen und mütterlichen Eigenschaften vermittels der Kernsubstanz übertragen werden. Diese Beobachtung hat eine Reihe von Zoologen dazu verführt, den Kern als den alleinigen Entwicklungsträger zu betrachten, und zwar soll er im Chromatin ein ganz spezifisches Element

enthalten, in dem nach einigen Forschern nicht nur potentiell, sondern rein materiell die elterlichen Eigenschaften enthalten sind. Indessen, wenn wir selbst zugeben, daß der Kern der eigentliche Vererbungsträger ist, so liegt darin noch lange kein Zugeständnis für die Präformationstheorie. Das äußerste, was wir zugeben können, ist, daß der Kern einen gewissen Einfluß auf das Cytoplasma hat und wenigstens bis zu einem gewissen Grade die Differenzierung beherrscht. Beobachtung und Experiment (besonders R. Hertwig und seine Schüler) haben es im Laufe der Jahre immer klarer erscheinen lassen, daß zwischen Kern und Protoplasma ein kontinuierlicher Stoffaustausch stattfindet, und daß sowohl der Kern als auch das Protoplasma durch diesen Stoffaustausch in ihrem Wesen geändert werden. Von diesem Gesichtspunkt aus ist es genau so selbstverständlich, daß ein Bastard die Mitte zwischen beiden Eltern hält und daß ein parthenogenetisches Ei eine Form, die dem Muttertier genau gleicht, hervorbringt.

Einige Autoren neigen, wie wir gesehen haben, der Ansicht zu, daß die Kerne gewissermaßen Magazine für das undifferenzierte Keimplasma wären und deshalb die Totalsumme der Anlagen des ersten Furchungskernes in allen seinen Abkömmlingen festgehalten würde. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, denn ich kenne keinen Beweis dafür, daß der Kern im Laufe der Entwicklung weniger modifiziert würde als der Zelleib. Im Gegenteil, mir scheint alles dafür zu sprechen, daß eine derartige Unabhängigkeit des Kernes vom Cytoplasma nicht bestehen kann, ich meine sogar gerade, daß jede Veränderung des Cytoplasmas auch eine solche des Kerns zur Folge haben muß.

Die Erscheinungen der Regeneration zeigen immer und immer wieder, daß eine bereits differenzierte Zelle ihre Struktur von Grund aus ändern und gänzlich andere Gebilde erzeugen kann. Ich erinnere nur an die Bildung der Linse aus der Iris bei Triton, oder an die Bildung einer neuen Hydra oder Tubularia aus Bruchstücken. Diese Fähigkeiten auf das Vorhandensein eines Reservestoffes im Kern zurückzuführen ist doch wohl eine mehr als willkürliche Annahme. Sehen wir doch, daß die Eier und Spermatozoen Zellen sind, die die Ontogenese ganz oder doch zum größten Teil durchgemacht haben und doch wieder auf die ursprüngliche Organisierung zurückgebracht worden sind. Und wer wollte hier wohl behaupten, daß der Kern diese Enddifferenzierung bewirkt hätte? Man muß wohl annehmen, daß Driesch sich noch im Banne der landläufigen Dogmen befand, als er in seiner »Analytischen Theorie« alle die Anlagen des gesamten Organismus in den Kern verlegte und das Protoplasma gewissermaßen nur als Objekt der Entwicklung betrachtete. Driesch hat denn auch in seinen späteren Schriften diesen Standpunkt gründlich verlassen und sich einer Anschauung, die der unseren sehr nahe steht, zugewandt.

Eins der schwierigsten und zugleich wichtigsten Probleme der Embryologie ist die Frage nach der Ursache bzw. den Ursachen der verschiedenen Formveränderungen, die der Embryo im Laufe der Entwicklung durchzumachen hat. An eine vollständige Lösung dieses Problems können wir selbstverständlich erst dann denken, wenn es uns gelungen sein wird, die chemischen und physikalischen Vorgänge, die während dieser Zeit vor sich gehen, bis in die kleinsten Einzelheiten zu ergründen. Man kann freilich nicht annehmen, daß es sich hierbei nur um Vorgänge handeln wird, deren Natur dem Forscher im Prinzip nichts Neues bietet, die besonderen physikalischen Bedingungen der hier in Frage kommenden colloiden Substanzen, sowie die chemischen Eigenheiten der Eiweißkörper usw. lassen das Gegenteil vielmehr mit Sicherheit erwarten. Daß diese Prozesse sich jedoch von den bereits bekannten auch der Art nach notwendigerweise unterscheiden müssen, daß sie also einer ganz neuen Gesetzmäßigkeit unterworfen sein sollen, vermag ich persönlich nicht einzusehen. Ich glaube nicht, daß wir die Berechtigung haben, eine vitalistische Geschehensart zu postulieren, nur weil die in Frage kommenden Vorgänge uns noch ziemlich oder doch zum größten Teil unbekannt sind.

XIII. Kapitel.

Theorien der Regeneration.

Selbstverständlich wurde die Lehre von der Präformation, die während des siebzehnten, achtzehnten und der ersten Hälfte des neunzehnten Jahrhunderts die allgemein adoptierte und fast unbestrittene Entwicklungstheorie war, sofort nach Bekanntwerden der neuen Entdeckungen auch zur Erklärung der Regenerationserscheinungen herangezogen. So versuchte Bonnet bereits im Jahre 1745 die Erscheinungen der Regeneration im Sinne der Präformationstheorie zu erklären. Gerade wie im Ei der zukünftige Organismus schon vollständig vorgebildet liegen sollte, sollten sich auch im fertigen, erwachsenen Tier präformierte Keime befinden. Bonnet hielt diese Keime zuerst für Ganzkeime von genau derselben Art wie die Keime in den Geschlechtszellen, von denen sich bei der Aktivierung immer nur so viel entwickelte, als zum Ersatz des Verlorengegangenen nötig wäre. Diese Ansicht hat er später aufgegeben und angenommen, daß Partialkeime an den Stellen, die sie virtuell repräsentierten, und zwar proximal von den fertigen Organen lägen. Diese Keime hätten den direkten »Zweck«, etwa zufällig durch Verletzungen oder sonstwie verloren gegangene Teile zu ersetzen. Schon er wies darauf hin, daß einige Tiere solchen Verletzungen in höherem Grade ausgesetzt seien, als andere und meinte, daß gerade solche Formen ganz besonders mit diesen Ersatzkeimen ausgestattet wären. (!) Bei manchen Tieren kann nun dasselbe Organ auch zwei- oder dreimal wieder ersetzt werden und Bonnet meinte, daß dann jedesmal ein neuer Ersatzkeim aktiviert würde. Jedes Tier sollte also immer soviel Ersatzkeime besitzen, als es während seines Lebens, unter natürlichen Verhältnissen, Verletzungen ausgesetzt sei.

Nun sah Bonnet aber, daß bei Lumbriculus ein neuer Kopf und ein neuer Schwanz in den allerverschiedensten Höhen gebildet werden konnte. Daraus schloß er, daß überall im ganzen Körper Kopf- und Schwanzkeime verstreut seien. Aber wenn dem so war, wie kam es dann, daß sich ein Kopf immer am Vorder- und ein Schwanz immer am Hinterende des betreffenden Stückes entwickelte? Bonnet konnte dieser schwache Punkt seiner Hypothese bei seinem scharfen Verstande nicht entgehen, und so sah er sich genötigt, eine neue Hilfs-

hypothese zu ersinnen. Er nahm an, daß im Körper eine Flüssigkeit von hinten nach vorn strömte, in welcher Stoffe, die zur Ernährung der Kopfanlage besonders tauglich wären, kreisten. Wenn nun der Wurm in zwei Teile geschnitten wurde, dann wurde der Flüssigkeitsstrom am vorderen Ende gestoppt; es häuften sich also hier die Kopfernährungsstoffe an und aktivierten die hier befindlichen Kopfkeime. Umgekehrt sollten die Schwanzernährungsstoffe von vorn nach hinten strömen, also an der hinteren Schnittfläche angehäuft werden und so die Schwanzkeime aktivieren.

Wo im Körper eigentlich diese geheimnisvollen Stoffe gebildet werden sollen, verrät uns Bonnet nicht. Wohl aber läßt er sich gelegentlich einmal über ihr ferneres Schicksal im Normalzustand aus. Die kopfwärts strömenden Stoffe sollen normalerweise im Kopfe aufgebraucht werden, und das Gleiche nimmt er wohl auch für die schwanzwärts strömenden Stoffe an. Irgendeine Erklärung dafür, warum diese Stoffe in einer ganz bestimmten Richtung strömen, wird nicht gegeben. So läßt uns seine Hypothese gerade da im Stich, wo eine Erklärung am allernotwendigsten wäre. Das Strömen ganz bebestimmter spezifischer Stoffe in einer ganz bestimmten Richtung ist an und für sich genau so unverständlich als die Neubildung eines Kopfes am Vorder- und die eines Schwanzes am Hinterende. Bonnets Erklärungsversuch wird also weniger deshalb zu verwerfen sein, weil er den Tatsachen nicht entspricht, als vielmehr deshalb, weil die Hypothese der in bestimmter Richtung fließenden organbildenden Stoffe überhaupt nur eine Pseudoerklärung ist, welche den eigentlichen Kernpunkt der Frage umgeht, indem sie das, was erst bewiesen werden soll, bereits als bewiesen voraussetzt. Die verschiedenen Organe des Körpers entnehmen die zu ihrer Ernährung notwendigen Stoffe dem Blute, sonstige, spezifische, nach ganz bestimmten Richtungen strömende Körperflüssigkeiten sind uns nicht bekannt. Im Grunde wird Bonnet wohl an das Blut und nicht an irgendein anderes Medium gedacht haben. Sollte das zutreffen, so spricht im Verhalten des Blutes allerdings nichts zugunsten der Anschauung Bonnets.

Bonnet betont ausdrücklich, daß wir die präformierten Keime nicht von vornherein als Miniaturkopien der fertigen Teile ansehen dürfen. Sie nehmen erst dann, wenn sie durch Nahrungsaufnahme größer geworden sind, die charakteristischen Formen an.

Darwin wollte seine Pangenesishypothese, ein wahres Mädchen für alles, auch zur Erklärung der Regenerationserscheinungen verwenden. Er nahm an, daß jeder Teil des Körpers Keimchen oder Gemula abstoße, welche die Fähigkeit hätten, das Mutterorgan wieder zu bilden. Diese Keimchen sollten natürlich hauptsächlich in den Keimzellen der Reproduktionsorgane aufgestapelt werden. Doch glaubte er, daß sie auch in anderen Teilen des Körpers in großer Zahl vorhanden wären.

Wenn nun irgend ein Teil des Körpers verloren geht, so wirkt die Verletzung als Reiz auf die Keimchen, sich in der Nähe der Wundfläche anzusammeln, und so entsteht das Regenerat. Darwin hat ja den absolut spekulativen Charakter seiner Hypothese selbst offen zugegeben. Die Erweiterung unserer Kenntnis über die Bildung der Keimzellen während der letzten 40 Jahre, die seit Darwins Publikation verstrichen sind, hat auch nichts erbracht, was geeignet wäre, diese Idee zu stützen. Es ist sicherlich nicht eine einzige Tatsache gefunden worden, welche für die Entwicklung derartiger Keimchen im Körper gesprochen hätte. Noch dazu hat die Theorie auch jede innere Existenzberechtigung eingebüßt. Ein Teil derjenigen Tatsachen, die sie zu erklären berufen war, hat inzwischen eine andere, viel einfachere Erklärung gefunden, und die Erscheinungen, die übrig bleiben, wie die Vererbung erworbener Eigenschaften und die Telegonie, sind im Lichte moderner Anschauungen selbst so problematisch geworden, daß sie selbst erst einmal verifiziert werden müssen, ehe man daran gehen kann, sie zu erklären.

Auch Weismann, der gleichfalls auf dem Boden der Präformationstheorie steht, hat die Regeneration mit Hilfe dieser Theorie zu erklären versucht. Er glaubt, daß in den verschiedenen Teilen des Körpers latentes Keimplasma vorhanden sei, vor allem natürlich bei solchen Tieren, die äußeren Verletzungen leicht ausgesetzt sind, und zwar besonders in den am meisten ausgesetzten Organen dieser Tiere. In dieser Beziehung ist zwischen Weismann und Bonnet gar kein Unterschied. Dagegen gehen die Meinungen der beiden Forscher weit auseinander, was die Lokalisation der Keime, die Art ihrer Aktivierung und die Erwerbung der Regenerationsfähigkeit betrifft. Hier steht Weismann natürlich auf mehr modernem Boden. Er glaubt, wie bekannt, daß das Keimplasma in den Kernen lokalisiert ist, und zwar sollten diejenigen Keime, die die normale Entwicklung leiten, von anderer Natur sein, als die, welche der Regeneration vorstehen, wie ja auch im allgemeinen die Vorgänge der Regeneration sich von den reinen ontogenetischen Vorgängen nicht unerheblich unterscheiden.

Die Regeneration geht nach Weismann von indifferent gebliebenen Zellen aus, die im Chromatin ihrer Kerne präformierte Keime enthalten. Diese Keime nennt er Determinanten. Da nun in jeder Höhe eines Tieres und in jedem Organ Regeneration zum Ersatz eines verlorengegangenen Teiles erfolgen kann, so nimmt er an, daß die an jeder Stelle liegenden Determinanten entsprechend verschieden wären, und nur diejenigen Teile des Körpers repräsentierten, die distal von der Stelle, wo sie liegen, sich befinden. Weismann glaubt nicht, daß an jeder Stelle immer nur ein einzelner Determinant liegt, der alle distalen Teile repräsentiere, sondern er meint, daß sich in jedem Keimblatt, jedem Organ oder Teil eines Organes eine große Menge von indifferenten

Zellen mit entsprechenden Determinanten für die distalen Partien befinde. Die Eigenschaften dieser latenten Zellen werden mittels der qualitativen Teilung der chromatischen Kernsubstanz entfaltet, und da ja auch ein Regenerat sich selbst wieder regenerieren kann, so wird die weitere Annahme gemacht, daß während der Regeneration in jeder Höhe neues Reservekeimplasma deponiert wird. Dieses Reservekeimplasma entsteht durch äquale Teilung eines Determinanten, die eintritt, wenn er an die ihm zukommende Stelle im Regenerat gelangt ist. Weismann faßt seine allgemeinen Anschauungen über das Wesen der Regeneration in folgenden Worten zusammen: »Aus den Erscheinungen der Regeneration, wie sie uns heute vorliegen, läßt sich, wie ich glaube, mit Sicherheit ableiten, daß die Fähigkeit der Regeneration nicht auf einer primären Eigenschaft des Bion beruht, sondern daß sie eine Anpassungserscheinung ist.«

Und dann weiter:

»Es gibt demnach keine allgemeine Regenerationskraft, sondern dieselbe ist bei ein und derselben Tierform abgestuft nach dem Regenerationsbedürfnis des Teiles, d. h. in erster Linie nach der Ausgesetztheit desselben.«

»Wir werden so zu der Vermutung geführt, es möchte die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Tierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in bezug auf bestimmte, biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch speziell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte.«

Die Fülle von Tatsachen, die wir in den vorhergehenden Kapiteln kennen gelernt haben, zwingt uns, meine ich, zu gerade entgegengesetzten Schlußfolgerungen. Speziell was den angeblichen Zusammenhang zwischen Regeneration und Ausgesetztheit betrifft, haben wir in einigen Fällen mit positiver Sicherheit nachweisen können, daß davon gar keine Rede sein kann. Doch brauchen wir diese Frage ja hier nicht weiter zu behandeln, da sie eine erschöpfende Diskussion schon im 5. Kapitel gefunden hat.

Aber auch Weismanns Behauptung, daß »die Regenerationskraft mit der steigenden Kompliziertheit des Baues allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank,« kann nicht in vollem Umfange zugegeben werden. Wenn die Kompliziertheit eines Teiles so groß ist, daß der betreffende Teil bis zur Vollendung der Regeneration selbständig nicht bestehen kann, oder wenn die freie Schnittfläche so ungünstig liegt, daß die Wunde nicht geschlossen, oder wenn

das Regenerat nicht richtig ernährt werden kann, oder wenn die Gewebe im Laufe der Entwicklung sich so verändert haben, daß ihre Zellen das Vermehrungsvermögen verloren haben, — unter allen diesen Umständen mag die Weismannsche Theorie zutreffen. Wenn wir aber auf der anderen Seite sehen, daß ein so kompliziertes Organ wie das Auge beim Salamander regeneriert werden kann, wenn nur ein ganz kleiner Teil des Augenbechers stehen bleibt, dann werden uns doch wohl berechtigte Zweifel aufsteigen müssen, ob solche direkte und allgemeine Zusammenhänge zwischen Regenerationsfähigkeit und Kompliziertheit bestehen, wie Weismann annimmt.

Weismanns Präformationstheorie gründet sich auf den angeblichen Nachweis eines »Mechanismus« der qualitativen Kernteilung. Beim heutigen Stande unserer Kenntnisse dürfen wir aber nicht nur diese Anschauung verwerfen, für die weder Beobachtung noch Experiment irgend eine Stütze erbracht haben, sondern wir müssen überhaupt die ganze Hypothese, daß die Regeneration auf Aktivierung indifferenter Zellen beruht, als falsch erklären. Wir kennen eine große Menge von Fällen, wo sich das neue Gewebe offenbar ganz direkt aus den alten bereits hoch differenzierten Zellen entwickelt. Wir haben ferner schon früher nachgewiesen, daß die ganze Weismannsche Idee, die Regenerationsfähigkeit sei durch Naturzüchtung erworben und stünde unter permanenter Kontrolle dieses Faktors, in diametralem Gegensatz zu einer Anzahl uns bekannter Tatsachen steht. Unter diesen Umständen sind wir, meine ich, berechtigt, die ganze Weismannsche Lehre in Bausch und Bogen abzulehnen.

Man hat die Vorgänge der Regeneration oft mit denjenigen Vorgängen verglichen, mittels deren ein zerbrochener Kristall sich wieder ergänzt. Besonders Herbert Spencer hat sich diese Anschauung zu eigen gemacht. In seinem Werk »The principles of Biology« sagt er: »What must we say of the ability an organism has to recomplete itself, when one of its parts is cut of? It is of the same order as the ability of an injured crystal to recomplete itself? In either case new matter is so deposited, as to restore the original outline. And if, in the case of a crystal, we say, that the whole congregate exerts over its parts a force which constrains the newly integrated molecules to take a certain definite form, we seem obliged, in the case of the organism, to assume analogous force.«

(»Was müssen wir über die Fähigkeit eines Organismus, sich selbst zu ergänzen, wenn einer seiner Teile abgeschnitten ist, denken? Ist sie von derselben Art wie die Fähigkeit eines verletzten Kristalls, sich selbst zu ergänzen? In beiden Fällen wird die neu assimilierte Materie so abgesetzt, daß die ursprünglichen Umrisse wieder hergestellt werden. Und wenn wir hinsichtlich des Kristalls annehmen, daß das ganze Aggregat über seine Teile eine gewisse Kraft ausübe, welche die neu

integrierten Moleküle zwinge, eine bestimmte Form anzunehmen, so müssen wir bei dem Organismus wohl eine analoge Kraft voraussetzen.«)

Worauf Spencer hier hinaus will, ist indessen nur eine oberflächliche Ähnlichkeit zwischen der Erneuerung eines Kristalls und einer organischen Regeneration; und wenn er meint, daß in beiden Fällen »analoge Kräfte« am Werk wären, so beweist das eigentlich, daß er mit den Eigenheiten der beiden Prozesse nicht näher vertraut ist, da er sonst die tiefgreifenden Unterschiede bemerkt haben müßte. Jetzt, wo wir die beiden Prozesse besser kennen, finden wir, daß sie sich so gänzlich voneinander unterscheiden, daß eigentlich nichts Gemeinsames mehr übrig bleibt. Im Gegenteil, wenn Spencer vom Kristall sagt, daß das ganze »Aggregat über seine Teile hinaus eine gewisse Kraft ausübe«, so entspricht das unserer Anschauung über das »Wachstum« eines Kristalls in einer gesättigten Lösung durchaus nicht. Ein Kristall wächst durch Apposition neuen Materials auf seine Oberflächen, wobei jeder einzelne Punkt unabhängig von den anderen ist. Von irgend einer inneren Kraft, die diese Apposition neuen Materials reguliert, kann gar keine Rede sein. Raubers Arbeiten über die sogenannte Regenerierung von Kristallen hat uns ein klares Bild der in Frage kommenden Prozesse gegeben. Rauber hat gezeigt, daß, wenn man ein Stück von einem Kristall abbricht, und den Kristall dann in eine gesättigte Lösung derselben Art hineinhängt, er sich dadurch vergrößert, daß sich neues Material gleichmäßig an sämtlichen Oberflächen deponiert. Die Apposition von neuem Material kann über der Bruchfläche wohl etwas schneller erfolgen, doch darf man nicht etwa denken, daß dieses schnellere »Wachstum« den »Zweck« hat, die Form des Kristalls möglichst rasch wieder herzustellen, denn die Materialzunahme über der Bruchfläche erfolgt nach genau denselben Gesetzen, wie über den anderen Kristallflächen, d. h. sie ist in allen Punkten eine gleichmäßige. Hier haben wir schon einen wesentlichen Unterschied zwischen der Kristallregeneration und der Regeneration lebender Wesen. Bei diesen findet Wachstum überhaupt nur über den Schnittflächen statt; und bei den Formen, bei denen die neue Zellbildung auf Kosten des alten Materials geschieht, nimmt das alte Material sogar in dem Maße ab, als das Regenerat heranwächst. Regeneration kann selbst bei solchen Tieren stattfinden, die ganz ohne Nahrung gelassen werden und dabei also fast Hungers sterben und an Größe beträchtlich abnehmen. Und gar bei den Formen, die durch Morpholaxis regenerieren, wo also eine direkte Umformung des Bruchstückes in die charakteristische Form des Tieres stattfindet, hat der Regenerationsverlauf auch nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit der Kristallregeneration. Indessen liegt es so klar auf der Hand, daß die Ähnlichkeit zwischen den beiden Prozessen eine rein äußerliche ist, daß es überflüssig erscheint, noch weitere Verschiedenheiten aufzuzählen.

Pflüger hat im Jahre 1883 in kurzen Umrissen eine Theorie der Regeneration gegeben. Er weist darauf hin, daß ja immer genau das regeneriert, was fehlt, öfters wohl weniger, fast nie aber mehr. Aus diesem Grunde könne die Regeneration doch nicht durch die Aktivierung präformierter Keime zustande kommen. Schneidet man z. B. ein Salamanderbein in irgend einer Höhe ab, so wird nur so viel regeneriert wie fehlt. Die Hypothese von Beindeterminanten reicht nicht aus, um die Tatsache zu erklären, daß immer nur gerade das Fehlende wiederkommt und nicht das ganze Bein. Die Pflügersche Hypothese ist folgende: Er nimmt an, daß Nahrungsmaterial an der Wundfläche deponiert und dort assimiliert wird. Neues Material bildet sich dann direkt über der Wundfläche und wird nun von dem alten Material aus zu dem Gewebe umgewandelt, welches im normalen Bein direkt distal von ihm liegt. Auf diese erste Lage wird eine neue Lage aufgelegt, welche die Organisation der nächsten Schicht des Beines annimmt und so fort, bis das ganze Bein neugebildet ist. Pflüger spricht sich nicht darüber aus, in welcher Weise diese Anhäufung und Organisation von neuem Material an den Schnittflächen vor sich gehen soll. Auf Grund unserer histologischen Kenntnisse müssen wir die Pflügersche Annahme etwa so auffassen, daß neue Zellen durch Teilung der alten Zellen entstehen, und daß dann aus diesen neuen Zellen die verschiedenen Schichten gebildet werden, aus denen sich nach Pflügers Meinung das neue Bein aufbaut. Pflüger glaubt nun, daß dieser sukzessive Aufbau durch die Wirksamkeit polarisierender Molekularkräfte reguliert würde, die also offenbar von Zelle zu Zelle wirken müssen, wobei man sich das Protoplasma der einzelnen Zellen als untereinander im Zusammenhang befindlich zu denken hat. Pflüger macht ferner darauf aufmerksam, daß in gewissen Fällen die Organisierung nur in ganz bestimmter Richtung stattfinden kann. Er denkt an solche Stücke, bei denen die Regeneration nur von der einen Schnittfläche ausgehen kann, nicht aber von der anderen. Er führt das auf eine Polarisation des Protoplasmas zurück, derart, daß die eine Fläche Fähigkeiten hat, die der anderen mangeln.

Gegen diese Hypothese erheben sich eine Reihe von Einwänden gleich ganz von selbst. In erster Linie ist darauf hinzuweisen, daß die Regeneration gewöhnlich erst die distalsten Elemente schafft, also gerade den umgekehrten Verlauf nimmt, wie dies nach der Pflügerschen Hypothese geschehen müßte. In zweiter Linie wird ja in vielen Fällen garnicht alles neu gebildet, was fehlt. Da ist es natürlich erst recht nicht zu begreifen, wie die Regeneration im Sinne Pflügers hätte erfolgen sollen, zumal gerade in diesen Fällen nur die distalen Elemente gebildet sind, der physiologische Zusammenhang zwischen altem Gewebe und Regenerat also durchaus kein unmittelbarer ist. Und nun gar erst in Fällen von Heteromorphose, wenn sich z. B. ein Schwanz

an einer vorderen Schnittfläche eines Stückes vom Regenwurm entwickelt! Hier müssen doch offenbar ganz andere Faktoren am Werke sein, als wie sie die Pflügersche Hypothese verlangt. Theorie und Praxis stehen also im diametralen Widerspruch zueinander. Und wie stellt sich denn Pflüger zu den morpholaktischen Prozessen, wo ein Teilstück direkt zu einem neuen Ganzen umgearbeitet wird? Andererseits soll ja garnicht bestritten werden, daß in manchen Fällen das alte Material einen gewissen Einfluß auf das Regenerat ausübt, der oft sogar ganz erheblich ist. Allein, ob es sich dabei um die Wirksamkeit »molekularer Kräfte« handelt, darf billig bezweifelt werden. Indessen, auf welchem Wege auch immer dieser Einfluß sich geltend macht, jedenfalls ist er nur einer der vielen Faktoren, auf deren Zusammenwirken das schließliche Endergebnis beruht, z. B. scheint auch die relative Menge von neuem Material, das gebildet wird, bevor noch die eigentliche Differenzierung einsetzt, ein wichtiger Faktor zu sein, und zwar sogar gerade der, welcher darüber entscheidet, wieviel von dem Fehlenden neu gebildet werden soll. Es hängt dies mit dem Vorhandensein eines Größenminimums zusammen, unter welchem bei der betreffenden Spezies irgend eine Organisation nicht mehr möglich ist. Aus den distalen Partien der noch indifferenten Regenerationsknospe werden zuerst immer die distalen Partien des Regenerats gebildet. Wenn nun eine hinreichende Menge von neuem Bildungsmaterial vor Beginn der Organisierung entstanden ist, dann wird die Regeneration eine vollständige sein, reicht das vorhandene Bildungsmaterial aber nicht aus, dann regeneriert vom distalen Ende proximalwärts fortschreitend, so viel wie möglich. Nur in einigen wenigen Fällen, wie beispielsweise bei den Planarien, können die fehlenden Zwischenglieder zwischen dem alten Material und den neuen distalen Partien gewissermaßen durch sekundäre Regenerationsvorgänge nachträglich ersetzt werden.

Eine Theorie, die in einigen Punkten der Bonnetschen sehr ähnlich ist, hat Sachs aufgestellt. Allerdings steht dieser Forscher durchaus nicht auf dem Boden der Präformationstheorie, sondern auf einem rein epigenetischen Standpunkt. Seine Theorie fußt auf der Anschauung, daß bei Pflanzen und Tieren die Form eine Funktion des sie zusammensetzenden Materiales ist. Jede Veränderung im Material soll zu einer Veränderung der Form führen. Sachs meint, daß die Anschauung sehr vieler Morphologen, daß jedem Organismus eine spezifische Form vorgeschrieben sei, die er zu erreichen bestrebt ist, und welche die gesamte Entwicklung kontrolliert, eine metaphysische Träumerei sei, die in der Wissenschaft keinen Platz habe. So meint Sachs z. B., daß die Blütenknospe einer Pflanze sich nicht etwa deshalb so und nicht anders entwickele, weil irgend eine immanente, mystische Kraft die Pflanze dazu antreibt, sich in einer ganz bestimmten Form zu manifestieren, sondern weil in den Blättern ein ganz bestimmter Stoff hergestellt

würde, der in die Wachstumsregion geschafft, dort zum Bestandteil dieser Region wird, und durch seine Anwesenheit die Entwicklung einer so und so gestalteten Blütenknospe bewirke.

Um die Regeneration eines Pflanzenstückes zu erklären, ist Sachs gezwungen, die Produktion von zwei verschiedenen Substanzen anzunehmen, — einer stengel- (oder blätter)bildenden, und einer wurzelbildenden. Wenn eine dieser beiden Substanzen sich mit dem Protoplasma irgend eines Teiles mischt, wird eine Wurzel bzw. ein Stengel gebildet. Wenn ein Stengelstück einer Pflanze abgeschnitten wird, so häufen sich diese beiden Substanzen, die eine am distalen, die andere am proximalen Ende des Stückes an. Ihre Anwesenheit in diesen Gegenden bewirkt dann, daß an oder nahe der Spitze neue Blattsprossen und an der Basis neue Wurzeln entstehen. Sachs versuchte zu zeigen, daß die Strömungsrichtung dieser beiden Stoffe auf Schwerkraftswirkung beruhe, indem die leichtere Substanz nach oben strömt und die schwerere nach unten absinkt. Hier finden wir wieder die alte Bonnetsche Idee der spezifischen, in bestimmter Richtung strömenden Stoffe, nur daß Sachs weitergeht und wenigstens versucht, eine Erklärung dafür zu geben, wieso die Stoffe in verschiedenen Richtungen fließen, indem er, wie gesagt, die Schwerkraft dafür verantwortlich macht. Vöchting hat, wie wir weiter oben gesehen haben, durch eine sorgfältige Analyse der Entwicklungsbedingungen der Pflanzen nachgewiesen, daß die Sachssche Hypothese zur Erklärung der Tatsachen völlig unbrauchbar ist. Der innere Faktor der nach Vöchtings Meinung die Hauptrolle bei der Regeneration spielt, ist vielmehr eine Eigenschaft der Pflanzen, die er mit dem Namen Polarität bezeichnet. Es dürfte auch in der Tat nicht schwierig sein, Beweise für die Unhaltbarkeit der Hypothese der organbildenden Stoffe von überall her beizubringen. Welche Erklärung wollte man z. B. bei Tieren dafür geben, daß die kopfbildenden Stoffe nach vorn und die schwanzbildenden nach hinten fließen. Und bei solchen Tieren, die seitlich ebensogut wie vorn und hinten regenerieren, müßte man außer den kopf- und schwanzbildenden Stoffen noch seitliche Körperwandstoffe annehmen, und da die Organe, die sich bei der seitlichen Regeneration bilden, je nach der Höhe der Verletzung, ganz verschiedene sind, würden wir sogar gezwungen sein, eine ganze Menge solcher seitlichen Bildungsstoffe anzunehmen. Auch für die Regeneration in dorsaler und ventraler Richtung, wie bei der Regeneration der Rücken- und Analflossen der Teleostier müßten wir wieder besondere Stoffe supponieren. Und gar erst für die Regeneration von einer schiefen Schnittfläche aus! Da müßten gleich zwei und noch mehr derartige Stoffe auf einmal in Aktion treten. Und was für Schwierigkeiten bietet erst für die Sachssche Theorie die Regeneration einer Extremität von Triton, wo immer gerade nur soviel regeneriert wird, wie fehlt. Wenn wir z. B. das Vorhandensein

einer beinbildenden Substanz annehmen wollten, wie erklären wir dann die Verschiedenheit der Regeneration je nach der Höhe, in welcher der Schnitt geführt wurde? Wenn wir etwa annehmen, daß je nach der Höhe, in der wir das Bein amputiert haben, verschiedene Substanzen bei der Regeneration in Aktion treten, so wird die Erklärung komplizierter als die Tatsachen sind, die sie erklären soll.

Ein ganz besonderer Fall, in welchem von Loeb und Driesch auch die Hypothese der organbildenden Stoffe herangezogen worden ist, ist der von Tubularia. Driesch bringt die Hypothese, allerdings nur mit allem Vorbehalt, und spricht dem betreffenden Stoff mehr eine quantitative als eine qualitative Bedeutung zu. Im Hydranten und im Stamm von Tubularia ist in den Entodermzellen ein rotes Pigment in Form kleiner Körnchen deponiert. Die größte Menge dieses Pigments findet sich am distalen Ende des Stammes nahe der Ansatzstelle des Hydranten. Schneidet man ein Stück vom Stamm ab, so schließen sich die beiden Wunden zuerst durch Zusammenziehen der Schnittränder, dann sieht man in der Leibeshöhle eine Flüssigkeit zirkulieren, in welcher bald kleine Schollen auftreten, die diese rotpigmentierten Körnchen enthalten. Diese Schollen scheinen freie Entodermzellen oder Teile davon zu sein, die in die Leibeshöhle ausgestoßen worden sind. Nach Ablauf von 24 Stunden etwa beginnt sich an dem einen Ende des Stammes ein neuer Hydrant zu bilden, und gerade dort finden wir eine besonders starke Anhäufung dieses Pigmentes. Kurze Zeit später sind alle roten Körnchen aus der Zirkulation verschwunden.

Driesch hat angenommen, daß diese in der Körperflüssigkeit kreisenden roten Körperchen zu Teilen der Wand des neuen Hydranten werden. Ihr Verschwinden aus der Zirkulation zur Zeit der Bildung des neuen Hydranten scheint für diese Ansicht zu sprechen. Indessen habe ich zeigen können, daß diese Deutung doch unrichtig ist. Erstens einmal findet man die Körnchen, die aus der Zirkulation verschwunden sind, zu einem Klumpen geballt, im Magen des neugebildeten Hydranten liegen. Also erklärt sich ihr Verschwinden in sehr plausibler Weise und sie können nicht zur Bildung des neuen Hydranten verwandt worden sein.[1] Zweitens häufen sich in der Hydrantenbildungszone noch vor dem Verschwinden der roten Körner aus der Zirkulation eine große Menge Entodermzellen an, sodaß dort eine Verdickung entsteht. Die Anhäufung von rotem Pigment in dieser Gegend erklärt sich also dadurch, daß in den neuen Entodermzellen natürlich auch neues Pigment gebildet wird. Außerdem bildet sich der aborale Hydrant, der später auftritt, zu einer Zeit, wo kein rotes Pigment mehr in der Körperflüssigkeit kreist, und trotzdem enthält er gerade soviel Pigment

[1] Stewens (1901) hat gefunden, daß dieser Klumpen roten Pigmentes später durch den Mund des neuen Hydranten entfernt wird.

wie der orale. Endlich lehrt die Entwicklung sehr kurzer Stücke, daß nicht das neue Material durch Wirkung des roten Pigmentes entsteht bzw. differenziert wird, sondern umgekehrt, daß während der Regeneration das rote Pigment sich in ungeheurer Menge vermehrt, denn gerade bei der Regeneration von sehr kurzen Stücken enthält der Hydrant weit mehr rotes Pigment als in dem ganzen Stück vorher vorhanden war.

Loeb führt die organbildende Wirkung nicht auf dasjenige rote Pigment zurück, das in der Körperflüssigkeit kreist, sondern nur auf das, was sich in der Körperwand findet. Dies soll in die Hydrantenbildungszone einwandern und dort den ersten Entwicklungsanstoß geben. Eine Zählung der Granula, die vor der Differenzierung im Stamm vorhanden waren, ergibt aber kein Resultat, das mit dieser Auffassung im Einklang steht. Die Bildung von einem oder mehreren Hydranten an kurzen Stücken läßt vollends klar und deutlich erkennen, daß die Anhäufung von rotem Pigment in der Hydrantenbildungszone nicht auf Einwanderung, sondern auf Neubildung in loco beruht.

Es soll ja garnicht geleugnet werden, daß unter Umständen gewisse spezifische Stoffe auf das Wachstum eines Regenerats von Einfluß sind. Doch spielen sie im allgemeinen nur eine nebensächliche Rolle im Vergleich zu den anderen Faktoren, welche die Form des Organismus und die Entwicklung eines seiner Teile bestimmen. Vöchtings schöne Experimente an Knollenpflanzen lehren, daß die Überladung einer Pflanze mit Nährstoffen, die durch Entfernung der Knollen, der natürlichen Magazine für die Reservesubstanzen, hervorgerufen wird, auf gewisse Teile, wie Knospen oder Stengel einen formativen Einfluß ausübt und sie dazu bringen kann, Gebilde zu produzieren, die sie unter natürlichen Umständen niemals erzeugt hätten. Die Achselknospen schwellen an und bilden knollenähnliche Gebilde über der Erde, besonders wenn die Pflanzen im Dunkeln gehalten werden, weil das Licht eine Hemmung für die Entwicklung aller Arten von Knollen zu sein scheint. Es darf indes nicht übersehen werden, daß diese Knospen und Stengel strukturell von derselben Natur sind wie die knollentragenden Stolonen, die entfernt worden waren. Daher ist es nicht zu verwundern, daß der Materialüberschuß in ihnen genau so aufgestapelt werden kann, wie es unter natürlichen Verhältnissen in den unterirdischen Stengeln oder Stolonen geschieht. Die Reaktion an und für sich ist also eine durchaus normale, wenn sie auch an einer etwas ungewöhnlichen Stelle ausgelöst wird.

Eine eigenartige (mehr geistvolle als richtige) Hypothese hat Child aufgestellt. Er meint, daß die typische (die Normal-) Form der Organismen zum Teil wenigstens auf rein mechanischem Wege bestimmt würde, indem durch die normale Bewegung (oder andere, rein physikalisch angreifende Faktoren) gewisse Druck- und Zugmomente inner-

halb des Plasmas gesetzt würden, welche seine Form bedingten. Wird nun die Normalform verändert oder zerstört, so soll die Ausführung der normalen Bewegungen, oder wenigstens der Versuch hierzu, ganz mechanisch eine mehr oder weniger vollständige Regulation, also Wiederherstellung der Form herbeiführen. Diese Hypothese basiert auf Beobachtungen an Planarien, wo das Regenerat von vornherein an den Bewegungen des Tieres teilnimmt. Der Gedanke, daß die Funktion in gewissen Grenzen die Form eines Organs bestimmt, ist ja nicht neu, und im Fall von Planaria mag dieser Faktor ja in der Tat mit am Werke sein. Indessen wird der Kernpunkt der Sache mit dieser Hypothese nicht getroffen. Es gibt ja eine Unmenge von Formen, bei denen gleicherweise Formregulation auftritt, ohne daß das Tier sich während der Dauer des Regenerationsprozesses bewegt, oder das doch wenigstens erst dann tut, wenn über das Schicksal des Regenerates längst entschieden ist. Mit anderen Worten, die Regulation geschieht zeitlich und ursächlich gänzlich unabhängig von etwaiger Bewegung. Das ist die Hauptsache. Daß die Bewegung auf die Formbildung von gewissem Einfluß ist, soll damit garnicht bestritten werden. Aber selbst bei so plastischen Formen, wie Hydra und Planaria, findet die primäre Regulation ganz unabhängig von der Bewegung statt. Wenigstens sprechen eine Reihe von Experimenten dafür und Child bringt unserer Meinung nach keine einzige Beobachtung bei, die für das Gegenteil spräche.

Noch weniger befreunden können wir uns mit einer Hypothese, die Holmes in jüngster Zeit zur Erklärung der Regulationen aufgestellt hat. Er geht von der (etwas kühnen) Annahme aus, daß die Metazoen eine »symbiotische Lebensgemeinschaft im großartigsten Maßstabe« repräsentierten. Jedes der unzähligen Elemente dieser Gemeinschaft hätte eine spezielle von der der anderen ein wenig verschiedene Individualität, und doch wären alle dem gemeinsamen Leben vorzüglich angepaßt und von einander abhängig. Das Zusammenleben dieser Einzelelemente in einem großen Komplex führt zur Heranbildung gewisser sozialer Bedürfnisse und Gesetze, welche die Richtschnur für Differenzierung und Entwicklung abgeben. Er faßt diese Gesetzmäßigkeit unter dem Namen »social pressure« zusammen. Wird ein Teil des Komplexes entfernt, so wird das funktionelle Gleichgewicht des Ganzen gestört, und diese Störung ist der Anreiz zur Regeneration. Die wichtigste Frage bei der Erklärung dieses Geschehens ist nach dem Autor, die, wieso die Zellen sich so umdifferenzieren, daß sie dem, was fehlt, gleich werden. Seine Antwort darauf ist die, daß sich die Zellen in der Richtung differenzieren, in der sie den geringsten Widerstand finden und den größten Nutzen haben. Die Teile eines Organismus stehen in solchen Beziehungen zueinander, daß jeder sich dort am wohlsten befindet, wo er eben ist. Wenn daher ein Organ entfernt wird, so wird das regenerierende Gewebe, das an seine Stelle rückt und das als toti-

potent anzusehen ist, seinen größten Vorteil darin finden, sich in Richtung des Fehlenden zu differenzieren (wörtlich heißt es bei Holmes): »If the parts of an organism are so related, that each derives greatest advantage from beeing situated, where it is, it seems probable, that if an organ were removed, the regenerating tissue which supplies its place and which is assumed, to be totipotent in its reparative capacity, would differentiate most advantageously to itself in the direction of the missing organ.« Warum das so sein muß, wird freilich nicht gesagt. Schon die Tatsache, daß in vielen Fällen, z. B. wenn weniger regeneriert wird als fehlt, die Zellen gar nicht so handeln, widerlegt die Annahme von Holmes. Wenn z. B. zehn Segmente vom Vorderende vom Regenwurm entfernt werden, kommen nur fünf wieder und nicht zehn. Hier differenzieren sich die Zellen also nicht in Richtung des kleinsten Widerstandes. Sein Versuch, diesen Widerspruch damit zu beseitigen, daß er das Vorhandensein zentripetal wirkender Regenerationsfaktoren leugnet, umgeht die Frage statt sie zu lösen, denn auch in diesem Falle ist das Ausbleiben einer vollständigen Regeneration mit seiner Hypothese unvereinbar. Es erheben sich ja auch sonst noch eine ganze Reihe von Widersprüchen gegen Holmes Hypothese ganz von selber, sowohl im allgemeinen, wie auch im besonderen, doch verlohnt es sich kaum, näher darauf einzugehen, so lange Holmes sich nicht einmal mit Widersprüchen rein tatsächlicher Art, wie wir sie eben besprochen haben, in Einklang bringen kann. Daß die Beziehungen der einzelnen Zellen zueinander für die Erklärung der Regulationen von fundamentaler Wichtigkeit sind, ist ja von einer Reihe von Autoren schon seit vielen Jahren behauptet und besprochen worden. Ich kann aber nicht einsehen, was wir damit gewinnen, wenn wir diese Beziehungen »social pressure« nennen oder wenn wir sagen, die Regulationen kämen dadurch zustande, daß die Entwicklung immer in Richtung der geringsten »social pressure« und des größten »Gemeinschaftsnutzens« stattfände. Derartige Ausführungen erweitern unsere Kenntnisse kaum, solange nicht derjenige Mechanismus aufgedeckt wird, der die Geschehnisse (ich möchte das Wort »Gemeinschaftsnutzen« kaum gebrauchen) reguliert. Mit anderen Worten: Holmes gibt Worte, aber keine Erklärungen.

Dies sind die verschiedenen Hypothesen, die zur Erklärung der Regenerationserscheinungen aufgestellt worden sind. Wohl jede von ihnen hat die Aufmerksamkeit der Forscher auf eine der Grundfragen der Regeneration hingelenkt. Selbst dann, wenn die Hypothese als solche keine befriedigende Lösung des Problems geben konnte, hat sie doch also wenigstens den guten Zweck gehabt, die Anwesenheit wichtiger Probleme aufzudecken und zur Vornahme interessanter Experimente anzuregen. Wir dürfen den Wert solcher Hypothesen darum nicht unterschätzen, denn wenn sie auch zur direkten Lösung der Probleme

nicht geführt haben, so haben sie doch zum mindesten dazu beigetragen, gewisse denkbare Erklärungsmöglichkeiten zu eliminieren. Auch schon dadurch haben sie unsere zukünftige Arbeit vereinfacht und erleichtert. Solange eine Hypothese sich mit Beobachtung und Experiment einigermaßen verträgt, kann sie von Nutzen sein, selbst wenn sie irrig ist. Denn unser Vorwärtsschreiten in dem verschlungenen Labyrinthe der Erscheinungen kann nicht nur durch direkte Erkenntnis gefördert werden, es müssen vielmehr alle Möglichkeiten erschöpft und geprüft sein, bevor wir sicher wissen, daß wir auf dem rechten Wege sind. Die Wertbeurteilung einer wissenschaftlichen Hypothese hängt meiner Meinung nach von drei Dingen ab, erstens davon, ob sie sich mit Beobachtung und Experiment verträgt, zweitens davon, welche neuen Ausblicke und Wege sie uns eröffnet und endlich davon, welche Möglichkeiten durch sie ausgeschaltet werden.

Die Experimente, die wir im zweiten, dritten und vierten Kapitel beschrieben haben, lehren, daß die Gesetze der Regeneration sehr viel Gemeinsames mit denen des normalen Wachstums haben. Diejenigen äußeren Faktoren, die in dieser oder jener Weise die Erscheinungen des Wachstums beeinflussen oder leiten, haben nachgewiesenermaßen denselben Einfluß auch auf die Vorgänge der Regeneration. Das Gleiche werden wir auch für die inneren Faktoren behaupten können, wenn auch hier der direkte Nachweis bei weitem schwieriger ist. Die Regeneration wird z. B. durch reichliche Nahrungszufuhr gerade so beschleunigt wie das Wachstum. Allerdings wird man die reichliche Ernährung schließlich eher als einen äußeren denn als inneren Faktor anzusehen haben. Während uns von den äußeren Faktoren, welche Entwicklung und Regeneration der Organismen regulieren, eine große Menge bekannt sind, kennen wir bis jetzt nur zwei innere Faktoren, nämlich die sogenannte Polarität und die mit ihr zusammenhängende Korrelation der Potenzen der einzelnen Abschnitte eines Teilstückes. Vielleicht können wir allerdings als einen solchen Faktor auch noch die ganz spezielle Differenzierung gewisser Teile ansehen, wodurch die Entfaltung an sich vorhandener latenter Möglichkeiten gehindert wird und endlich auch noch die Anwesenheit des Kernes, welcher für Wachstum und Regeneration den Organismen unentbehrlich ist.

Die Erkenntnis, daß dieselben Faktoren, die das normale Wachstum regulieren, in gleicher Weise auch die Regeneration beeinflussen, bedeutet ja einen gewissen Fortschritt. Indessen ist die Tatsache eigentlich gar nicht so überraschend. Die Verhältnisse, die bei der Entfaltung einer noch undifferenzierten Regenerationsknospe vorliegen, sind ja augenscheinlich durchaus dieselben, wie wir sie beim normalen Wachstum eines Komplexes undifferenzierter Zellen, z. B. einer Blastula finden. Es ist also mehr wie wahrscheinlich, daß die beiden so ähnlichen Vorgänge auch von denselben Faktoren geleitet werden. Mit

der bloßen Konstatierung der Tatsache, daß in beiden Fällen dieselben Faktoren agieren, haben wir natürlich noch nicht die Gründe selbst gefunden, welche den Organismus dazu veranlassen, neues Gewebe an den Schnittflächen zu bilden. Ebensowenig wissen wir, welche Faktoren die örtliche Vermehrung der alten Zellen in der Nähe der Schnittenden und der Auswanderung von Zellen in das Regenerat herbeiführen. Nur graduell von diesen Vorgängen verschieden sind solche Fälle, wo die Regeneration von allgemeinen Wachstumsprozessen innerhalb des gesamten Körpers begleitet und unterstützt wird. Indessen ist die Identität der beiden Vorgänge doch keine absolute. Beim Salamander z. B. geht das allgemeine Körperwachstum ruhig weiter, während zugleich an der verletzten Stelle Regeneration durch Gewebsneubildung stattfindet, ohne daß die beiden Prozesse im geringsten ineinandergreifen. Der Unterschied im Regenerationsverlaufe beim Salamander und einer Form wie Hydra darf also nicht auf eine Unfähigkeit der alten Gewebszellen des Salamanders zu wachsen und sich zu vermehren, zurückgeführt werden, sondern offenbar vielmehr auf ein größeres Beharrungsvermögen und eine größere Widerstandsfähigkeit des Gefüges des Salamanderkörpers, die eine Totalumarbeitung des gesamten Körpers verhindern, sodaß die Kompletierung nur in Richtung des kleinsten Widerstandes, d. h. über die offene Schnittfläche hinaus erfolgt.

Regeneration durch Morpholaxis treffen wir nur bei solchen Formen, bei denen der Organismus nicht aus einer Reihe von einander unabhängiger Teile besteht. Morpholaxis kann also nur bei solchen Organismen vorkommen, die ein ganz einfaches, durch den ganzen Körper sich erstreckendes Organsystem haben, das beim normalen Wachstum in toto vergrößert wird. Jedes Bruchstück eines derartigen Tieres enthält gewöhnlich Elemente jeder Art von Organen. Von diesen werden dann die neuen Teile aufgebaut, teils durch Zellneubildung an den Schnittenden und teils durch einfache Vergrößerung des schon vorhandenen Gewebes. Aber auch bei Formen mit metameren Segmenten finden wir gewisse Analogien zwischen dem normalen Wachstum und der Regeneration, z. B. gleich beim Regenwurm. Bei dieser Form besitzt der junge Wurm direkt vor dem letzten Segment, oder richtiger in den proximalen Partien des letzten Segmentes eine Wachstumszone, in welcher die neuen Segmente gebildet werden. Bei der Regeneration am Hinterende bildet sich zuerst ein knopfartiger Auswuchs über der Schnittfläche. Aus diesem Auswuchs entstehen dann einige wenige junge Segmente, deren letztes eine ähnliche Wachstumszone hat wie das, was der normale junge Wurm besitzt. Alles was nun folgt, unterscheidet sich bei der Regeneration in nichts von der Bildung neuer Segmente bei einfachem Wachstum. Am Vorderende des jungen Wurmes gibt es keine Neubildungszone, und ebensowenig wird eine

solche bei der Regeneration an einer vorderen Schnittfläche gebildet, so daß hier immer nur soviel neue Segmente regeneriert werden können, wie von vornherein angelegt werden.

Analyse des Regenerationsgeschehens.

Die Regeneration ist nicht als ein einfaches Geschehen anzusehen, sondern als Komplex einer ganzen Reihe von Vorgängen. Zum kausalen Verständnis der Regeneration können wir daher nur durch eine gesonderte Analyse dieser einzelnen Geschehnisse und der sie bedingenden Faktoren gelangen. Eine solche Analyse wollen wir hier mit einigen kurzen Worten versuchen.

Totipotenz. Die Körperzellen scheinen totipotent zu sein, wenigstens insofern, daß jede Zelle jede andere desselben Organs oder Keimblattes ersetzen kann. Theoretisch ist jede Zelle sogar imstande, den ganzen Körper neu zu bilden, wie es die Keimzellen in der Tat tun. Hier tritt jedoch infolge der plasmatischen Differenzierung eine Beschränkung der Potenzen ein. Die erste Ursache dieser Differenzierung kann bis auf die Eizelle zurückgeführt werden und wird — zum Teil wenigstens — durch gewisse, im Ei vorhandene spezifische Substanzen hervorgerufen. Durch diese spezifischen formbildenden Substanzen wird die Entwicklung der einzelnen Blastomeren von vornherein in ganz bestimmter Richtung beeinflußt. Daneben sind aber sicher auch noch andere Faktoren von rein physikalischem Charakter wirksam, welche die Entwicklung bestimmen und leiten. Als einen solchen Faktor können wir vielleicht die Spannungsverhältnisse der einzelnen Gewebe ansehen, und zwar einmal die Oberflächenspannung — also die Beziehungen der Gesamtoberfläche zum umgebenden Medium — und dann die Spannungsbeziehungen der einzelnen Zellen untereinander.

Polarität. Über den Begriff der Polarität sind, ganz abgesehen von der großen Anzahl rein metaphysischer Spekulationen, die uns nicht weiter vorwärts bringen, in letzter Zeit einige ganz brauchbare Arbeitshypothesen aufgestellt worden. Einige Autoren führen die Polarität auf die räumliche Anordnung der letzten Elemente des Protoplasmas zurück. Sie stellen sich vor, daß diese Elemente im Protoplasma ketten- oder netzförmig angeordnet sind und so seine Struktur aufbauen. Diese Struktur der einzelnen Zellen soll die Basis der Gesamtorganisation und auch bei der Regeneration der eigentlich ausschlaggebende und leitende Faktor sein. Zwei Einwände sind gegen diese Theorie zu erheben. Erstens kann das Protoplasma durcheinander gemischt und die angenommene Ordnung seiner Elemente völlig zerstört werden, ohne daß seine Entwicklungsfähigkeit vernichtet wird. Zweitens lehrt die Beobachtung von lebenden Protoplasmen, daß wir es hier mit einer zähflüssigen Masse von kolloider Beschaffenheit zu tun haben.

Mit anderen Worten, es handelt sich gar nicht um etwas fest Strukturiertes, sondern um eine Mischung. Die Idee einer physikalischen Grundlage der Organisation scheint also unhaltbar.

Andere haben die organische Polarität als die Manifestation einer elektrischen Polarisation angesehen. Bis jetzt läßt sich jedoch irgendwelcher Kausalzusammenhang zwischen der Richtung des elektrischen Stromes in einem Teilstück und der Polarität der an diesem Stück gebildeten Regenerate nicht nachweisen.[1])

Aus allen diesen und einer Reihe anderer Gründe müssen wir, meine ich, die oben besprochenen Ansichten über das Wesen der Polarität vorläufig ablehnen — wenigstens so lange sie nicht besser begründet sind. Dagegen scheint mir eine andere Erklärung, die sich mit den Tatsachen besser verträgt, möglich zu sein. Die Polarität ist danach der Ausdruck der graduellen Schichtung der verschiedenen chemischen Substanzen, welche das Substrat für die Wirkung der eigentlich formbestimmenden Faktoren bilden. Einige Beispiele werden klarer ausdrücken, wie wir das verstanden haben wollen. Bei einem Tiere, wie Lumbriculus, nehmen diejenigen chemischen Stoffe, aus denen das Vorderende besteht, von vorn nach hinten allmählig ab. Daher ist die Regeneration qualitativ und quantitativ eine Funktion (im mathematischen Sinne) der Höhe, in der operiert wurde. In derselben Weise nehmen diejenigen Stoffe, aus denen der Schwanz aufgebaut ist, kopfwärts ab. Wenn ein Tier in zwei Teile geschnitten wird, so verhält sich also die hintere Schnittfläche zum Rest des Tieres genau so wie der Schwanz sich zum übrigen Körper verhält, d. h. es sind dort mehr schwanzbildende und weniger kopfbildende Stoffe vorhanden als in dem gerade davor liegenden Querschnitt und so fort. Also wird dort ein Schwanz gebildet. Die vordere Schnittfläche des hinteren Stückes hat dagegen mehr kopfbildende und weniger schwanzbildende Substanzen als irgendwie in einem Querschnitt weiter rückwärts vorhanden sind, also wird ein Kopf gebildet. Man könnte hier einwenden, daß diese Abstufung in der Verteilung der betreffenden Stoffe bei der Zellproliferation, die zur Bildung der ersten Anlage führt, unmöglich aufrechterhalten werden kann. Indessen läßt es sich, glaube ich, nachweisen, daß das neugebildete Material zum größten Teil nur aus entdifferenziertem alten besteht. Die ganze Bildung der neuen Anlage muß meiner Meinung nach überhaupt weniger auf Wachstumserscheinungen neuen, als auf Entdifferenzierung alten Materials zurückgeführt werden — oft gehen auch beide Prozesse Hand in Hand.

Die Heteromorphosen bilden als solchen keinen Widerspruch gegen unsere Theorie, denn die Polarität ist eben nur ein Faktor und kann

---

[1]) S. Morgan und Dunon, 1903.

sehr wohl durch andere ersetzt werden. So kann in einem Stück die Abstufung in der Verteilung der organbildenden Stoffe (für Kopf und Schwanz z. B.) so gering sein, daß dieser Faktor kaum oder gar nicht mehr wirken kann. An einem solchen Stück ist dann eben überhaupt nur die Bildung des einen Organes möglich. Die Polarität wird dann nicht durch die des alten Stückes bestimmt, sondern durch das morphologisch distale Ende des Regenerats. Zum Beispiel: Ein Regenwurm wird jenseits der Quermitte in zwei Stücke geschnitten, d. h. also durch den Schwanz, dann regeneriert er an der vorderen Schnittfläche einen umgekehrt orientierten oder heteromorphischen Schwanz. In diesem Falle herrschen die schwanzbildenden Stoffe in dem Stück so vor, daß nur ein Schwanz gebildet werden kann. Die Lage seines morphologisch hinteren Endes wird nun dadurch bestimmt, daß dieses das freie Ende des Regenerats sein muß, also wird seine Polarität umgedreht. Wir sehen also, daß die Polarität unter gewissen gegebenen Bedingungen zwar bestimmend wirkt, unter anderem aber durch einen anderen Faktor selbst bestimmt werden kann. Diesen Faktor habe ich, in der Absicht, einen möglichst markanten Namen zu finden, Organisationsgesetz genannt (*Organisation power*). Eine Analyse dieses Faktors wollen wir jetzt versuchen.

Das Organisationsgesetz. Das Anlagematerial, das sich über oder nahe dem Schnittende bildet (und gleicherweise das alte Material bei Formen, die durch Morpholaxis regenerieren), nimmt eine ganz bestimmt charakterisierte Struktur an. In dieser Struktur sind immer die distalsten Teile des zu Regenerierenden enthalten und entweder das gesamte intermediäre Gewebe, wie bei der Regeneration des Salamanderbeines, oder nur ein Teil davon, wie bei der Regeneration des Regenwurmkopfes, wenn mehr als fünf Segmente entfernt werden. Der abgerundeten Form der Regenerationsknospe kann wohl ein ausschlaggebender Einfluß nicht zugesprochen werden, da die Regenerationsknospen im allgemeinen bei den verschiedensten Körperteilen immer die gleiche Form haben. Indessen besteht ja jede Anlage doch aus ganz spezifischem, von dem aller anderen Anlagen verschiedenen Material, und so mag denn auch der Form ein gewisser Einfluß zukommen. Natürlich kann die Form als solche niemals ein physikalischer Faktor sein, indessen hat die Anlage ja eine Oberfläche, und hier macht sich eine ganz bestimmte Oberflächenspannung geltend, auf welche die Zellen immerhin reagieren können, auch aus der gegenseitigen Berührung der Zellen kann das Auftreten von Druck- und Zugmomenten innerhalb des Plasmas der einzelnen Zellen resultieren. Wenn es sich nun zeigen ließe, daß diese Druck- und Zugverhältnisse die Art der Differenzierung bestimmten, so hätten wir damit wenigstens einen der Faktoren gefunden, welche die Organisation leiten und bestimmen.

Es müßten ja dann auch dieselben Spannungsbeziehungen zwischen den Zellen des alten Gewebes bestehen. Hierdurch würden die Nachbarzellen des Regenerats beeinflußt werden, von diesen würde die Wirkung auf die nächste Schicht übergreifen u. s. f. So würde also ein zentripetaler und zentrifugaler Einfluß am Werke und das schließliche Ergebnis die Resultante der beiden entgegengesetzten Wirkungssphären sein. Diese Hypothese gibt eine formale Erklärung der Dinge, sie bleibt indessen vorläufig rein formal und kann sich erst durch weitere Prüfungen als auch wirklich real erweisen. Daß sie den Tatsachen gerecht wird, spricht nur für ihre Brauchbarkeit, nicht für ihre Gültigkeit. Die definitive Probe steht bis jetzt noch aus, und so kann ich unsere Hypothese nur als Arbeitshypothese empfehlen. Indessen sprechen doch einige Tatsachen dafür, daß diese Spannungsbeziehungen die lang gesuchte »Bildungskraft« repräsentieren. Wenn wir z. B. gleiche Körperregionen von Hydra mit ungleichpoligen Schnittflächen aufeinanderpfropfen, erfolgt kein Regenerationsgeschehen. Hier heben sich die Spannungsbeziehungen der beiden Komponenten gegenseitig auf. Werden aber dieselben gleichen Stücke mit gleichpoligen Schnittflächen vereinigt, so erfolgt Regeneration, weil die Spannungsverhältnisse einander entgegengesetzt sind. Dies erlaubt die Schlußfolgerung, daß Polarität nichts anderes ist, als der Ausdruck gewisser Spannungen. Mit anderen Worten, die Schichtung der Substanzen, welche die Polarität bedingt, hat eine tiefere dynamische Bedeutung, indem die Zug- und Druckmomente, die aus dieser Schichtung folgen, diejenigen Kräfte darstellen, welche die chemischen Vorgänge, die zur Differenzierung führen, veranlassen oder wenigstens regulieren.

Sowohl bei Hydra, als auch bei gewissen anderen Formen haben wir gesehen, daß, wenn ein kleines Stück mit gleichpoliger Schnittfläche auf ein großes aufgepfropft wird, seine Polarität durch den Einfluß des großes Stückes umgekehrt wird. Das heißt nach unserer Auffassung, daß die Polarität des großen Stückes so auf das kleinere wirkt, daß in dem kleineren die Zug- und Druckwirkungen verändert und denen des größeren gleich gerichtet werden, wodurch dann seine Differenzierung bestimmt wird. Ein kleineres Stück, das an eine ungewöhnliche Stelle verpflanzt wird, wird in derselben Weise beeinflußt, sodaß es entweder in dem größeren Stück aufgeht oder zur Degeneration gebracht wird. Eine Ligatur, die über eine Regenerationsknospe gespannt wird, sodaß die Spannungsverhältnisse in derselben geändert werden, wirkt so auf das Regenerat, daß Doppelbildungen entstehen, wie Tornier bei der Regeneration des Salamanderbeines gezeigt hat. Wenn ein Regenerat in einem nicht zu vorgeschrittenen Entwicklungsstudium halbiert wird, so rundet sich jede Hälfte infolge

der Oberflächenspannung ab, und es entstehen zwei Regenerate, wie ich bei Planarien nachgewiesen habe,

Diese und andere Betrachtungen gleicher Art, die wir nicht alle besprechen können, weil sie nichts prinzipiell Neues bieten, sprechen meines Erachtens eine so deutliche Sprache zugunsten meiner Spannungshypothese, daß ich überzeugt bin, hierin aller Wahrscheinlichkeit nach eine der Fundamentalursachen aller Wachstums- und Regenerationsgeschehnisse erblicken zu dürfen. Zukünftiger Forschung bleibt es vorbehalten, festzustellen, ob wir wirklich damit die langgesuchte »Bildungskraft« gefunden haben.

XIV. Kapitel.

Allgemeine Betrachtungen und Schlußfolgerungen.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir eine ganze Reihe von Dingen kurzerhand als bekannt vorausgesetzt. Es wäre aus den verschiedensten Gründen weder möglich noch auch nur wünschenswert gewesen, all die vorkommenden Begriffe, die ja zum größten Teil allgemein bekannt und verbreitet sind, einzeln zu definieren, oder alle Vorgänge bis ins kleinste zu analysieren. Aus gleichen Gründen haben wir auch darauf verzichten müssen, die Fülle der Erscheinungen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen und überall die physikalischen, chemischen und kausalen Bedingungen aufzudecken. Jetzt ist der Augenblick gekommen, wo wir uns etwas genauer mit der Definition und der Bedeutung einer Reihe oft gebrauchter Ausdrücke befassen wollen, wie z. B. Organisation, Regulation, formative Kräfte, Vitalismus, Mechanismus, Anpassung usw.

Alle Theorien, die sich auf die Erscheinungen der Entwicklung und der Organisation beziehen, sind in zwei Klassen zu teilen. Die eine faßt die Organisation als Resultante der gemeinsamen Aktion einer Menge kleinerer Einheiten auf, die andere sieht in der Gesamtorganisation ein einheitliches Prinzip, das vielmehr erst wieder das Verhalten der einzelnen Teile reguliert. Wir wollen in folgendem diese beiden Gesichtspunkte näher prüfen, um zu sehen, wie wir uns in jedem Falle die Organisation zu denken haben.

Die biologische Spekulation hat während der letzten vierzig Jahre mit Vorliebe die Eigenschaften der Organismen auf die Wirksamkeit allerkleinster, unsichtbarer Einheiten zurückzuführen versucht, sodaß alle Qualitäten des Organismus als Resultante dieser Wirksamkeit angesehen werden. Die Atom- und Molekültheorie, auf der Physik und Chemie ihr Lehrgebäude aufbauend, hat sich als eine so fruchtbare Arbeitshypothese erwiesen, daß sehr begreiflicherweise auch die anderen naturwissenschaftlichen Disziplinen daraus Nutzen zu ziehen suchen mußten. So ist es gekommen, daß eine Reihe von Zoologen in bewußter oder unbewußter Anlehnung an die Atomtheorie die Organisation der lebenden Substanz in ähnlicher Weise zu erklären versuchte. Die Entdeckung, daß die höheren Organismen aus einer

Menge kleinerer Einheiten, den Zellen, aufgebaut seien, und daß die niedersten Organismen einfache isolierte Zellen sind, hat die Forscher natürlich noch in der Idee bestärkt, daß die gesamte Organisation der höheren Lebewesen nichts als die Resultante aus der Tätigkeit der einzelnen Zellen wäre. Nun wurden aber in den Zellen selbst Einheiten von noch niederer Ordnung entdeckt, wie z. B. Chromosomen, Chlorophyllkörner usw., die im kleineren Maßstab die Fundamentaleigenschaften des gesamten Organismus, wie Wachstum und Teilung, wiederholten. Daraus hat man schließen zu dürfen geglaubt, daß immer noch kleinere Einheiten mit denselben Eigenschaften vorhanden wären und daß endlich die letzten kleinsten Einheiten die eigentlichen Träger der Organisation wären. Der Organismus wird also als das Resultat der Tätigkeit dieser letzten Einheiten angesehen. Darwins Keimchen sind ein Beispiel dieser Art, ebenso die intracellulären Pangene von De Vries, Wiesners Plasome, Weismanns Biophoren, Hertwigs Idiosome und Nägelies Micellen. Diese Elemente wurden nun von ihren Entdeckern mit den notwendigen Eigenschaften ausgestattet, sodaß die betreffenden Hypothesen in der Tat den Anschein einer Erklärung des organischen Lebens zu geben schienen, während sie eigentlich nichts als eine Photographie der Tatsachen sind. Es ist überflüssig, noch zu betonen, daß alle diese Hypothesen reine Fiktionen sind und daß den betreffenden Keimen die betreffenden Eigenschaften rein deduktiv beigelegt werden, damit sie den Tatsachen gerecht würden, und daß es nicht etwa gelungen ist, wirkliche Eigenschaften wirklicher Keime zu finden. Aber auch abgesehen von den gänzlich willkürlichen Prämissen, die all diesen Theorien zugrunde liegen, hat keine von ihnen der wissenschaftlichen Kritik auf die Dauer standhalten können. Der Haupteinwand gegen alle diese Versuche, das Ganze aus der Wirksamkeit seiner Teile zu erklären, ist der, daß die Entwicklung der einzelnen Teile ja in steter Beziehung zueinander erfolgt. Das heißt doch wohl, daß das Ganze die Entwicklung seiner Teile reguliert und nicht umgekehrt. Diese Tatsache wird uns durch die Beobachtung sämtlicher Lebenserscheinungen, wie Wachstum, Entwicklung und Regeneration immer und immer wieder vor Augen geführt. Gerade diesen Einfluß des Ganzen auf seine Teile nennen wir ja, in Ermangelung eines besseren Ausdruckes, seine Organisation, trotzdem diese Bezeichnung eigentlich mehr für ein statisches System gilt, als für ein dynamisches, als welches das hier in Betracht kommende durch die Wirkung eines Ganzen auf seine Teile gekennzeichnet wird. Ich ziehe daher den Namen Regulatorik (*regulatory power*) vor, sofern es sich um Lebensäußerungen, also um Beziehungen letztgedachter Art handelt.

Die Regulatorik soll nun hier nach Qualität und Quantität noch eingehender analysiert werden. Die chemischen Zentren der Tätigkeit eines Organismus sind zweifellos seine Zellen. Indessen werden die

Potenzen der Zellen erst durch ihre gegenseitigen Beziehungen zueinander aktiviert. Mit anderen Worten, die chemischen Vorgänge innerhalb einer Zelle werden durch die Lage dieser Zelle im Ganzen bedingt.

Das Problem ist indessen damit noch nicht erschöpft. Der Wirksamkeit der Zellen der einzelnen Gewebe eines erwachsenen Organismus sind ja durch ihre eigene Spezialisation und Spezifikation ganz bestimmte, oft sehr enge Grenzen gezogen. Das heißt, sie sind eben einmal überhaupt nur noch einer beschränkten Anzahl von chemischen Reaktionen fähig und zweitens, infolge ihrer Spezifikation, auch nur noch einer bestimmten Anzahl von Reizen seitens der Nachbarzellen desselben oder fremder Gewebe zugänglich. Es ist also sowohl ihre Reaktionsfähigkeit, als ihre Perzeptionsfähigkeit eingeschränkt. Wenn wir die Ursachen dieses verschiedenen Verhaltens der Zellen des erwachsenen Organismus bis auf das Ei zurückverfolgen, so sehen wir, daß zwei Faktoren am Zustandekommen dieser Differenzierung beteiligt sind: erstens das Vorhandensein verschiedengearteter Substanzen im Ei — die sogenannten formativen Stoffe — und zweitens die schon in sehr frühen Stadien einsetzende Wechselwirkung der einzelnen Zellen aufeinander. Diese beiden Faktoren gemeinsam bestimmen die Spezifikation der einzelnen Teile des Embryos.

Unsere Analyse führt uns also zu der Annahme, daß die Regulationswirkung, die sich beim Erwachsenen und auch schon beim Embryo geltend macht, durch die gegenseitige Einwirkung der Zellen und Organe aufeinander, zustande kommt. Hierin steckt der entschiedene Einfluß, den das Ganze auf seine Teile ausübt. Welcher Natur ist nun aber dieser Einfluß? Auf diese Frage ist eine Reihe von Antworten ohne weiteres gegeben, zwischen denen wir uns zu entscheiden haben.

Erstens. Die Zellen könnten unter einander durch ein feines, protoplasmatisches Netzwerk verbunden sein, und auf diesem Wege könnte die Kontrolle der Beziehungen der einzelnen Teile zueinander erfolgen.[1]) Indessen erheben sich gegen diese Annahme eine ganze Reihe von Einwänden. Die Idee des Vorhandenseins eines Zusammenhanges sämtlicher Zellen vermittels der Intercellularbrücken ist ja an und für sich ganz plausibel. Indessen ist die Annahme, daß auf diesem Wege die Regulation des Verhaltens der einzelnen Teile seitens des Ganzen erfolgt, etwas mystisch und bringt die Sache jedenfalls unserem kausalen Verständnis nicht näher. Es kann ja weder ein solcher Vorgang in diesem speziellen Falle direkt bewiesen werden, noch kennen wir irgendwelche Beispiele auf anderen Gebieten, wo der Einfluß eines Ganzen auf seine Teile in solcher Art übertragen wird. Die oft zitierten Ana-

[1]) Ähnlich organisiert hat sich Nägeli sein Idioplasma gedacht.

logien mit dem Verhalten eines Kristalles sind zu oberflächlicher Natur, als daß sie ernsthaft diskutiert werden könnten.

Zweitens: Wir könnten uns die Wirkung einer Zelle auf die andere als einen chemischen Vorgang denken. Die Differenzierung einer Zelle würde dann erstens durch die Art von Stoffen, die ihr vom Ei aus mitgegeben worden ist, bestimmt werden und zweitens durch den Chemismus ihrer direkten Umgebung. Daß Wachstum und Entwicklung der Zellen durch die chemische Zusammensetzung ihres Mediums hochgradig beeinflußt werden können, ist nicht zu bestreiten. Es erhebt sich aber die Frage, ob dieser Einfluß auch für die formbildenden Vorgänge im sich entwickelnden oder regenerierenden Organismus direkt in Betracht kommen kann. Ich denke nicht; denn in sehr vielen Fällen von Regeneration — z. B. bei der unvollständigen Regeneration — läßt sich ja die Wirksamkeit so beschaffener Faktoren direkt ausschließen. Im vorhergehenden Kapitel, bei Besprechung der Holmesschen Regenerationstheorie habe ich im übrigen schon des weiteren ausgeführt, warum ich diese Ansicht nicht für wahrscheinlich halte.

Es bleiben nun zuletzt noch zwei andere Erklärungsmöglichkeiten übrig: eine physikalische und eine vitalistische. Meine persönliche Ansicht ist, daß eine physikalische Erklärung der formbildenden Kräfte möglich ist. Driesch dagegen steht auf einem vitalistischen Standpunkte. Damit kommen wir zu der Diskussion der dritten möglichen Antwort auf die aufgeworfene Frage.

Drittens: Die Zellen des lebenden Körpers hängen mit ihren Zellwänden fest zusammen. Embryonale Zellen können allerdings diesen Zusammenhang durch Kontraktion lockern, eventuell können auch Veränderungen in den Zellwänden selbst auftreten, durch welche die Trennung der Zellen voneinander erleichtert wird — z. B. durch Plasmolyse. Dieser Zusammenhang der Zellen kann nicht durch die Oberflächenspannung allein bedingt sein, dazu ist er zu fest — wenngleich die Oberflächenspannung bei der Vereinigung von Zellen sicher eine gewisse Rolle spielt, namentlich im Anfang, bei der ersten Berührung der Zellen. Wenn nun ein Teil eines Organismus entfernt wird, so wird das Spannungssystem, das sich innerhalb eines Komplexes fest zusammenhängender Zellen ausbilden muß, und auf dem dieser Zusammenhang beruht, offenbar mit einem Schlage aus seinem Gleichgewichtszustand gebracht, und dies führt wiederum zu einer Verschiebung und Neuanordnung der Beziehungen der einzelnen Zellen zueinander, bis das Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Diese Vorgänge, rein physikalischer Natur, sehe ich als die Grundlage allen regulatorischen Geschehens im Organismus an. Der Einfluß des Ganzen auf seine Teile beruht also nach meiner Idee auf den Druck- und Zugbedingungen, die zwischen sämtlichen Zellen eines Organismus

bestehen. Eine Störung, die an irgend einem Punkt eines solchen Systems einsetzt, muß sofort Veränderung in der Nachbarschaft hervorrufen und sich von da aus weiter verbreitend, nach und nach den gesamten Systemkomplex, hier also den gesamten Organismus affizieren. Wenn man nun zeigen könnte, daß die Spezifikation der einzelnen Zellen, das heißt also die chemischen Vorgänge in ihnen, durch Druck direkt beeinflußt werden kann, so würde meine Ansicht natürlich sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Dies ist nun in der Tat der Fall. Zahlreiche Experimente haben gelehrt, daß sowohl die Wachstumsrichtung als auch bis zu einem gewissen Grade der Charakter eines sich entwickelnden oder regenerierenden Teiles durch Druckwirkung hochgradig beeinflußt werden kann. Und so glaube ich denn, daß man mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit behaupten kann, daß derjenige formative Faktor, der Entwicklung, Wachstum und Regeneration leitet, in den Spannungsbeziehungen der Zellen zueinander zu suchen ist.

Viertens: Wir wollen jetzt die Ansichten eines anderen Forschers besprechen, die unserem Versuche, die Geschehnisse des Lebens auf rein chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen, diametral entgegengesetzt sind: Die Ansichten von Hans Driesch. Während dieser in seinen früheren Schriften das Problem der Formbildung noch auf mechanischem Wege zu lösen versucht hat, hat er sich in seinen letzten Schriften einem völlig anderen Standpunkte zugewandt, den wir wohl am besten als den der »vitalistischen Kausalität« bezeichnen können. Was ihn zu dieser neuen Anschauung gebracht hat, und was gewissermaßen die ganze Basis bildet, auf der Driesch sein System aufgebaut hat, ist die konstante Gesetzmäßigkeit der Proportion, die sich bei der Entwicklung von Bruchstücken eines ursprünglichen Ganzen manifestiert, wie wir das in einem vorhergehenden Kapitel besprochen haben. Was hier vorliegt, gehört nach Driesch einer Kategorie von Geschehnissen an, die sich prinzipiell von all den Geschehnissen unterscheiden, die wir mit Hilfe der von uns bis jetzt wissenschaftlich gekannten Ursachsarten verstehen können. Hier muß also ein eigenartiges Problem vorhanden sein. Mit Hilfe der uns bekannten Faktoren der Außenwelt, wie Licht, Schwerkraft, Temperatur usw. können wir diese Erscheinungen nicht erklären. Nach Prüfung der verschiedensten anderen Hypothesen kommt Driesch auf eine früher von ihm verworfene Ansicht zurück. Er führt nämlich den Begriff der »Position« wieder ein, den er früher (Anal. Theorie) hatte fallen lassen. Positionswirkungen resultieren nach Driesch aus »starren Beziehungen zum Ganzen«. »Position« bezeichnet also gewisse Lagebeziehungen. Das Schicksal der einzelnen Zellen wechselt mit ihrer Lage; über die »Art der Schicksalsbestimmungen« wird jedoch nichts ausgesagt. Wenn Driesch von der Lage im Ganzen spricht, so meint er nicht etwa, daß

die geometrische Zuordnung der Punkte des Keimes als solche wirke, sondern er denkt nur an die Beziehungen der relativen Lage der Teile innerhalb der typischen Struktur. Diese relativen Lagebeziehungen können daher bei einer Deformation des gesamten Keimes sehr wohl erhalten bleiben.

In der analytischen Theorie hat Driesch diesen Begriff fallen lassen, weil er unser ätiologisches Bedürfnis nicht genügend befriedigte, und weil der Autor dieses mit Hilfe seiner »Auflösung«, wie er sich ausdrückt, befriedigen zu können hoffte. Driesch nahm nun an, daß Systeme wie der Stamm der Tubularia oder die Gastrula eines Seeigels gerichtet organisiert — polar gebaut — seien, bilaterale Formen dagegen, wie die ganze Larve vom Seeigel, besäßen ein Koordinatensystem mit zwei ungleichpoligen und einer gleichpoligen Achse, jede von gegebener, gesetzmäßig bestimmter Länge. Die Achsenendpunkte seien von vornherein wohl charakterisierte Orte des Systems, an denen die das System verändernden Kräfte ansetzen müßten. In einem solchen System können wir typisches Differenzierungsgeschehen, für das wir, soweit es sich um Lagebeziehungen handelt, äußere Faktoren ausschließen können, uns ungefähr so denken: Betrachten wir zunächst den einfachsten Fall, daß ein System mit nur einer ungleichpoligen Achse, wie der Urdarm vom Seeigel der Differenzierung unterworfen wird. Hier können wir uns die Bildung der Dreiteilung des des Darmes in kausaler Form so vorstellen, daß wir einen der Achsenendpunkte oder Pole Sitz von auslösenden Fernkräften sein lassen. Ein Achsenpunkt oder »Pol der Organisation«, der eben dadurch, daß er ein Pol ist, von den anderen Orten des Systems als etwas Verschiedenes ausgezeichnet ist, w i r k t also. Diese Betrachtungsweise hat zur Voraussetzung das Vorhandensein einer Art von »Kausalharmonie«. Man wird nun fragen, wie ein ganz bestimmter Punkt bzw. der Pol einer Achse auf das System so wirken kann, daß das typische Resultat zustande kommt. Auch das läßt sich an einem einfachen Beispiele wie die typische Dreiteilung des Echinidendarmes zeigen. Hier werden zwei Effekte gesetzt, d. h. zwei Einschnürungen der Darmwand. Daß überhaupt derartige Einschnürungen gesetzt werden, kann nicht Gegenstand eines wissenschaftlichen Problems sein. Das liegt in den Potenzen des Systems begründet, die durch den Auslösungsreiz nur aktiviert werden. Wonach wir zu fragen haben, ist, wieso diese Einschnürungen an bestimmten typischen Stellen stattfinden. Hier müssen wir eben die Hypothese von Fernkräften heranziehen, und zwar von solchen Fernkräften, die auf eine ganz bestimmte typische Distanz wirken. »Aber das Maß der Fernkräfte, ihre typische Distanz, hat noch ein besonderes quantitatives Kennzeichen. Es ist keine absolute, sondern eine relative Größe. Die typische Wirkungsdistanz ist also regulierbar, und zwar hängt ihre absolute Bestimmung in jedem Fall

von der absoluten Größe des Systems ab.« Daher kann eine Gastrula nach beliebiger Verkleinerung, die nur nicht gar zu weit gehen darf, sich noch in typischer Proportionalität differenzieren. Derartige Systeme, bei denen das Schicksal der einzelnen Elemente von ihrer Lage im Ganzen bestimmt wird, bei denen also jedes Element jedes werden kann, nennt Driesch, wie wir oben sahen, harmonisch-äquipotentielle Systeme. Für harmonisch-äquipotentielle Systeme wird die Lokalisation des Differenzierungsgeschehens zu einem Problem »sui generis«. Das allgemeine Kausalschema der Abfolge von Ursache und Wirkung bleibt vollständig gewahrt, wenn wir nur annehmen, daß im Systeme Fernkräfte vorhanden sind, die ihren Sitz an den durch die »primäre Richtungsorganisation« als feste d. h. different gekennzeichnete Punkte an unserem System haben, wie oben erörtert wurde.

In der Absicht, ein Kriterium vitalistischen Geschehens zu geben, macht Driesch folgende Ausführungen: »Man ist zurzeit geneigt, in den formatives Geschehen bewirkenden Ursachen eben Auslösungen zu sehen, die man zwar Reize nennt, weil man behauptet, von dem speziellen Maschinenmechanismus, auf den sie wirken, vorläufig noch nichts zu wissen, von denen man aber mit Bestimmtheit annimmt, daß sie auf solch einen Maschinenmechanismus wirken, und daß ihre Effekte vermittels einer als Reizkette bezeichneten ursächlichen Verkettung einzelner prinzipiell physikalisch-chemischer Vorgänge zustande kommen. Bei unserer neuen Auffassung würden die »Reize« aber keine Auslösungsursachen und die Effekte keine Folgen ersichtlich verketteter chemisch-physikalischer Einzelgeschehnisse sein; die Reize wären wirklich Reize, die Effekte wären keine Auslösungseffekte, sondern wären passend als Antwortseffekte zu bezeichnen, und ganz in Fortfall käme die Reizkette: an ihre Stelle eben träte die vitalistische Geschehensart. Als einzig notwendige maschinelle Data blieben Aufnahmevorrichtungen und eventuell Leitungsvorrichtungen für die Reize bestehen, vielleicht auch Mittel für die Ausführung der Antwortseffekte, wie denn ohne Vorhandensein von S schwerlich $H_2 SO_4$ entstehen dürfte; aber diese maschinellen Data würden nur Voraussetzungen des Geschehens darstellen, an ihm selbst im engeren Sinne aber unbeteiligt sein.«

In seinen organischen Regulationen führt Driesch seine vitalistischen Anschauungen noch weiter aus. Auf Grund seiner beiden Beweise für die Autonomie der Lebensvorgänge, die wir oben kennen gelernt haben, glaubt er die Eigengesetzlichkeit des Biologischen bewiesen zu haben. Mit anderen Worten: Für das Leben muß eine eigene, von den Gesetzen der Physik nnd Chemie prinzipiell verschiedene Gesetzlichkeit angenommen werden. Etwas Quantitatives, eine Vererbungssubstanz von spezifischer, komplizierter Struktur kann es nach ihm nicht geben. Als extensive Mannigfaltigkeit kann der spätere Organismus nicht

schon im Ei präformiert sein. Zur Verständlichmachung dessen, was er meint, erinnert Driesch daran, daß auch in der Physik außer den Gleichungskonstanten, die etwas Quantitatives aussagen, offenbar noch andere Konstanten vorhanden sein müssen, welche uns zwar nichts über die Intensität der Energie aussagen, wohl aber über die Verwandlungsvorgänge, so z. B. daß Turmalin beim Erwärmen elektrisch wird usw. Derartige Größen nennt man in der Energielehre »Maschinenbedingungen des Systems«. Sind diese »Konstanten zweiter Art«, wie Driesch sie nennt, nur durch allgemeine Eigenschaftsbeziehungen gekennzeichnet, so finden wir in den Affinitäten der Chemie Konstanten, welche durch spezifische Beziehungen zweier individueller Stoffarten zu einander gekennzeichnet sind. Unter Affinität nun versteht man eine Größe, die in sich einheitlich und untrennbar ist, die sich aber gleichwohl nicht durch einen Elementarbegriff, sondern nur durch eine Umschreibung, also eine Kombination von Elementarbegriffen ausdrücken läßt. Hier liegt also schon etwas vor, was Driesch »intensive Mannigfaltigkeit« nennt: »er (der Begriff) ist als Naturgröße eins, er kann aber nur diskursiv als Komplex von Elementarbegriffen gedacht werden.« Diese in der Chemie bereits vorhandenen »intensiven Mannigfaltigkeiten« leiten uns darauf hin, was wir bei der Entwicklung der Organismen zu erwarten haben werden. Die Konstanten zweiter Art der Physik, sowie die Affinitäten der Chemie bezeichnen »Bedingungen des Systems«. Man kann einen physikalischen Körper in noch so viele Stücke zerschlagen, die Fähigkeit jedes einzelnen Teilstückchens, unter gewissen äußeren Umständen Energie zu verwandeln, wird stets dieselbe bleiben wie die des ursprünglich gegebenen, genau so, wie der spezifische Wärmekoeffizient nur von der Stoffart, nicht aber der Stoffquantität abhängig ist. Ebenso kann man einen chemischen Stoff in noch so kleine Teile zerteilen, die Affinitäten der kleinsten Bruchstücke zu anderen Stoffen werden stets sowohl unter sich als auch mit dem Ganzen gleich bleiben. Gerade diese Möglichkeit, das Ganze in eine beliebig große Menge von Teilen zerlegen zu können, derart, daß alle Teile trotzdem dieselben Eigenschaften behalten wie das Ganze, charakterisiert auch das Keimplasma. Bei allen Organismen teilt sich die Urgeschlechtszelle in eine ungeheure Menge von Teilen, die Eier und Spermatozoen, und doch ist jeder imstande, den gesamten Organismus neu aus sich entstehen zu lassen. Diese Fähigkeit also, das Ziel, den fertigen Organismus zu erreichen, kann nicht als extensive, sondern muß als intensive Mannigfaltigkeit, als Systembedingung im Keimplasma enthalten sein. Ein System trägt sein Ziel in sich heißt auf Griechisch: »ὸ τέλος ἒν ἑαυτῷ ἔχον« mit anderen Worten, die Konstante der Biologie ist nichts anderes als die Entelechie des Aristoteles, wie wir schon im Kapitel XII sahen. Sie bildet die dritte Sprosse auf der Leiter, deren erste die Konstanten zweiter Art der

Physik, und deren zweite die Affinitäten der Chemie waren. Nicht eine künstliche Maschinerie wird bei der Entwicklung auseinandergelegt, sondern der sich teilende Keim vererbt auf jedes seiner Teilstücke nicht nur seine physikalischen und chemischen Eigenschaften, sondern ebensogut auch seine biologischen. Auf Grund der beiden Beweise glaubt Driesch eine neue notwendige Verknüpfung von Weltgeschehnissen gelehrt zu haben. Während nach Drieschs Meinung in der älteren Fassung des Begriffes »teleologisch« die teleologische Auffassung der kausalen nur nebenher ging, gewissermaßen eine Parallelbetrachtungsweise derselben Sache war, wird jetzt »das Kausale selbst teleologisch«. Etwas weniger paradox heißt das, die eigentlichen Ursachen der Ontogenese liegen in der Struktur der Organismen. Denn das, was Driesch »Entelechie« nennt, ist ja im Grunde nichts anderes, als was wir oben immer mit Struktur oder Organisation bezeichnet haben. Der Unterschied ist wohl nur der, daß Driesch die Entelechie als etwas Letztes, Gegebenes, als etwas, das als Naturbegriff gleich eins ist, auffaßt, während wir annehmen, daß die organische Struktur nur die Manifestation ihrer uns vorläufig noch unbekannten chemisch-physikalischen Zusammensetzung ist. Driesch glaubt die Unmöglichkeit mechanischen Geschehens nachgewiesen zu haben, wir können ihm hierin nicht folgen. Erstens ist die Wirkung äußerer Faktoren bei der Ontogenese durchaus nicht mit der Sicherheit auszuschließen, wie es Driesch annimmt, es findet ja doch sicher ein fortwährender Stoffaustausch zwischen dem sich entwickelnden Keim und dem umgebenden Medium statt; und zweitens scheint es uns mißlich, über eine Struktur, die wir absolut nicht kennen, positive Aussagen zu machen. Den Drieschschen Vitalismus müssen wir daher ablehnen, trotzdem seine neue Formulierung sich unserer Auffassung schon bedeutend nähert.

Am allerwenigsten befreunden kann ich mich mit der Hypothese der Fernkräfte. Ich kann nicht finden, daß das Problem durch die Einführung dieses Begriffes vereinfacht wird. Die Bildung einer Larve von typischer Proportionalität aus Bruchstücken eines Keimes bleibt mit dem Vorhandensein von in gesetzmäßiger Distanz wirkenden Fernkräften genau so unverständlich wie vorher. Driesch hat, um seinen Vitalismus kausal verständlich zu machen, einen der am wenigsten klaren Begriffe der modernen Physik entlehnt. Ich sehe vor allen Dingen keine Notwendigkeit für eine solche Hypothese. Man kommt mit meiner Anschauungsweise, wie wir oben sahen, auch ohne die mysteriösen Fernkräfte aus. Was aber besonders gegen die Drieschsche Hilfsannahme spricht, ist, daß er die in ihrem Wesen uns gänzlich unbekannten Fernkräfte, die er nur eingeführt hat, um die proportionale Entwicklung von Eibruchstücken zu erklären, gerade mit den Eigenschaften ausstattet, die er erklären will. Sein Erklärungsversuch

geht also eigentlich um die ganze Frage nur herum, und wir sind auch jetzt noch genau so darüber im unklaren, wieso diese Fernkräfte auf eine so wohlproportionierte Wirkung abgestimmt sind.

Unsere eigene Meinung über die Probleme der Formausgestaltung haben wir ja weiter oben dahin präzisiert, daß unserer Idee nach die Wirksamkeit physikalisch-chemischer Faktoren nicht nur nicht auszuschließen ist, sondern daß sich die Tätigkeit eines physikalischen Faktors sogar direkt nachweisen läßt. Damit haben wir natürlich nichts über die letzten inneren Gründe gesagt. Hier liegen offenbar Fundamentaleigenschaften der lebenden Substanz vor, die mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln nicht erklärt werden können. Indessen die Frage, die Driesch aufgeworfen hat, ist ja im Grunde weniger, ob wir eine physikalisch-chemische Erklärung finden können, oder ob die ganzen Geschehnisse des Lebens auf essentiell andere Ursachsarten zurückgeführt werden müssen, als die, mit denen der Chemiker und der Physiker arbeiten. Es handelt sich für uns also darum, festzustellen, ob eine genaue Analyse uns anzunehmen zwingt, daß für diese Kategorie von Erscheinungen eine physikalisch-chemische Erklärung denkunmöglich ist. In sehr vielen Fällen, wo es sich um die Reaktion auf einen äußeren Reiz handelt, müssen wir ohne weiteres einen physikalisch-chemischen Zusammenhang zwischen Ursache und Wirkung annehmen. Ein Beispiel dieser Art ist die Wirkung der Gifte. In manchen Fällen, wie bei der Bildung der Gallen führt ein äußerer Reiz, der von einem Fremdkörper ausgeht, direkt zur Bildung ganz typischer Strukturen. Eine ganz ähnliche Deutung erheischen Herbsts Versuche über den Einfluß des Lithiums auf die Entwicklung der Seeigeleier. Und auch die Formveränderungen, die andere äußere Faktoren wie Licht, Schwerkraft, Kontakt usw. zustande bringen, können vollständig vom rein kausalen Standpunkte begriffen werden. Es ist darum zum mindesten sehr unwahrscheinlich, daß ihre Wirkung innerhalb des Organismus durch Drieschs Fernkräfte in neue, einer völlig anderen Gesetzmäßigkeit unterworfene Bahnen gelenkt wird.[1]) Viel schwieriger ist es, Stellung zu der Wirkungsart der inneren Faktoren zu nehmen, da wir über diese Faktoren so sehr wenig positive Kenntnisse besitzen. Auf der Tätigkeit von inneren Faktoren beruht unter anderem offenbar auch die Entwicklung wohlproportionierter Ganzlarven aus Eibruchstücken. Es scheint in der Tat schwierig, vielleicht sogar unmöglich, diese Geschehnisse auf die Wirksamkeit äußerer Faktoren zurückzuführen. Die erste Anregung zu den fraglichen Formveränderungen geht jedoch, wie ich des öfteren zu zeigen versucht habe, in der Regel von äußeren Faktoren aus: so z. B. die Abschnürung eines Teiles vom Rest des Körpers, die Umwandlung eines unsymmetrischen

---

[1]) Driesch nimmt nicht etwa an, daß dies in der Tat geschieht.

Teilstückes in ein symmetrisches, Vorgänge, bei denen sicher osmotischer Druck, Oberflächenspannung usw. eine sehr erhebliche Rolle spielen. Diese ersten, rein physikalischen Veränderungen liefern also die Basis, auf welcher die neue Organisation aufgebaut wird. Wir finden hier ein Geschehen, dessen physikalisch-chemische Natur im Anfang unverkennbar ist, und wir haben keine Ursache, anzunehmen, daß dieses Geschehen von einer bestimmten Phase an seinen Charakter plötzlich ändern soll. Ich glaube, daß wir mit demselben Recht auch in den anorganischen Disziplinen von Zielen und Zwecken reden können, wenn es uns einfiele, die chemischen Affinitäten oder das Wachstum eines Kristalls in einer gesättigten Salzlösung erklären zu wollen. Das sind eben Geschehnisse, die wir als gegeben hinnehmen müssen, und die hinter jeder denkbaren Erkenntnis liegen. Bevor wir unsere Kenntnisse über die Bedingungen, unter denen diese und ähnliche Vorgänge geschehen, nicht noch ganz bedeutend erweitert und vertieft haben, werden wir gut tun, uns in bezug auf das, was innerhalb der Grenze unserer Erkenntnismöglichkeit liegt, ein gewisses Maß von Selbstbeschränkung aufzuerlegen. Du Bois-Reymonds berühmter Ausspruch »Ignorabimus« will eben besagen, daß es Gebiete gibt, die unserer Einsicht nicht nur für heute, sondern in alle Ewigkeit verschlossen sind. Auch die Formausgestaltung der Organismen gehört zu dieser Klasse von Problemen oder vielmehr »Nichtproblemen«. Dieses Eingeständnis unserer Unzulänglichkeit soll aber nicht besagen, daß wir auch darauf verzichten müssen, die Bedingungen, unter denen die Erscheinungen des Lebens sich abspielen, zu erforschen. So weit zu kommen, dürfen wir schon hoffen, daß wir bei Kenntnis gewisser Gegebenen das Resultat voraussagen können; die inneren Gründe der Entwicklung aber werden uns immer verborgen bleiben, es sei denn, daß die ganze Konstitution unseres Verstandes sich von Grund aus ändere. Dürfen wir uns deshalb aber gleich Vitalisten nennen, weil wir eine Anzahl von Geschehnissen gefunden haben, die wir mit Hilfe der uns bekannten physikalischen Faktoren nicht erklären können? Ist denn der Beweis für das Vorhandensein gänzlich anderer Ursachsarten für die Reaktionen der lebenden Substanz wirklich schon erbracht? Wenn dem so wäre, aber auch nur dann, wäre die Bezeichnung Vitalismus allerdings angebracht. Aber wer darf sich rühmen, diese Entdeckung gemacht zu haben? Die Beweise, die Driesch für die Autonomie der Lebenserscheinungen zu geben versucht, sind eben nicht so strikt, wie ihr Autor es vermeint. Die Wirksamkeit äußerer Faktoren läßt sich bei dem ständigen Stoffaustausch zwischen dem sich entwickelnden Keim und dem umgebenden Medium nicht mit aller Bestimmtheit ausschließen. Auch kann ja ein indirekter Beweis überhaupt niemals als vollgültig angesehen werden. Wird denn z. B. jemand behaupten wollen, daß das Prinzip der Nerventätigkeit nicht

dem geläufigen Kausalschema unterworfen ist, weil wir es mit keinem der uns bekannten physikalisch-mechanischen Geschehnissen vergleichen können? Ich sehe also keine Nötigung für die Annahme, daß die Lebensvorgänge auf eine Kategorie von Ursachsarten bezogen werden müssen, die von dem gewöhnlichen Kausalschema abweichen und die in den übrigen naturwissenschaftlichen Disziplinen unbekannt sind.

Regeneration und Anpassung.

Eins der schwierigsten Probleme der Biologie ist die Frage nach der Anpassung der Organismen an ihre Umgebung. In seiner „teleologischen Mechanik der lebendigen Natur« hat Pflüger auf den telelogischen Charakter und die Zweckmäßigkeit einer Reihe von Lebensgeschehnissen aufmerksam gemacht: »In dem ewigen Wechsel der Arbeit der das Leben erzeugenden Kräfte läßt sich bis jetzt nur ein allgemeiner Gesichtspunkt finden, der ihr Wirkungsgesetz, wenn auch nicht absolut, so doch der Regel nach beherrscht. Diesem zufolge treten auch jedesmal nur solche Kombinationen von Ursachen in die Wirklichkeit, welche die Wohlfahrt des Tieres möglichst begünstigen. Dieses bewahrheitet sich selbst dann, wenn ganz neue Bildungen künstlich in den lebenden Organismus eingeführt worden sind. . . . Was ist wunderbarer, als daß der Organismus sich an die verschiedensten organischen und anorganischen Gifte, die doch die verschiedensten Änderungen hervorbringen, bis zu einem gewissen Grade gewöhnt? Endlos wäre die Reihe von Tatsachen, welche man zur Erhärtung des Satzes aufzählen könnte, daß die Variation der zahllosen Lebensfaktoren je nach den Umständen verschieden, aber der Regel nach durch kein anderes Prinzip beherrscht scheint als das der zweckmäßigsten Sicherung der Existenz.«

Pflügers teleologisches Kausalgesetz lautet folgendermaßen: »Die Ursache jeden Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses«. Pflüger hat, wie er sagt, das hier im abgeleiteten Sinne gebrauchte Wort »Ursache« absichtlich gewählt, um die notwendige, gesetzmäßige Verknüpfung, in welcher »Ursache des Bedürfnisses« und »Befriedigung des Bedürfnisses« stehen, schärfer hervorzuheben. Korrekter, aber weniger bezeichnend, würde »Veranlassung« statt »Ursache« gesagt werden.

Zur Erläuterung, wie er das Gesetz verstanden haben will, gibt er einige Beispiele: Speise und Trank führen den mangelhaften Zustand des Organismus zur Norm zurück. Der Mangel an Nahrung erweckt im Körper den Zustand des Hungers und dieser wieder führt zur Aufnahme von Nahrung; oder mit anderen Worten, das Bedürfnis nach Nahrung führt dazu, Nahrung zu suchen bzw. Nahrung aufzunehmen.

Der Geschlechtstrieb, das Bedürfnis zur Zeugung, hat die normale Folge, daß der brünstige Zustand der Weibchen in den trächtigen übergeht. Ein Herzklappenfehler auf der einen Seite führt zur kompensatorischen Erweiterung des Ventrikels der anderen. Die Entfernung einer Niere führt zur Hypertrophie und gesteigerter Funktion der anderen. Wir können diesen Pflügerschen Beispielen noch ein weiteres hinzufügen, das er nicht ausdrücklich erwähnt, daß nämlich der Verlust eines Gliedes zur Regeneration desselben führt. Pflüger meint also, daß alle Lebensgeschehnisse in höchstem Maße zweckmäßig verlaufen unter Kontrolle dessen, was er das teleologische Kausalgesetz nennt. Gott und die Natur tun nichts umsonst, ruft er mit Aristoteles aus! Im Gegensatz hierzu kann speziell bei einer Reihe von Regenerationserscheinungen gezeigt werden, daß dabei etwas absolut Unzweckmäßiges, oft sogar Schädliches herauskommt. Hier geht der ursprünglich zweckmäßige Charakter dieser Einrichtung vollständig verloren und wir müssen vielmehr eine rein kausal-mechanische Reaktion annehmen. Das schlagendste Beispiel einer solchen zweckwidrigen Regeneration ist die Regeneration eines Schwanzes an der vorderen Schnittfläche eines kurzen Hinterendes vom Regenwurm. Und das kommt nicht etwa nur gelegentlich vor, sondern ist ein ganz konstanter Befund. Ein anderes Beispiel, wo ein Regenerationsergebnis zwar für das betreffende Tier höchst zweckmäßig ist, nicht aber zur Erhaltung der Art beiträgt, ist die Ergänzung eines neues Kopfes beim Regenwurm, dem das Vorderende zusamt den Geschlechtsorganen amputiert worden ist. Es wird hier zwar ein neuer Kopf gebildet, neue Geschlechtsorgane aber entstehen nicht. Für das individuelle Leben dieses einen Regenwurms ist das ja höchst wertvoll, dem Gesamtgeschlecht der Regenwürmer aber wird wenig damit gedient. Auch die Bildung von zwei Schwänzen bei der Eidechse oder von zwei oder mehr Linsen beim Salamander oder gar von sechs Hinterextremitäten bei der Knoblauchskröte sind Beispiele von der Erzeugung überflüssiger Strukturen.[1])

Nichtsdestoweniger kann nicht bestritten werden, daß in der überwiegenden Mehrheit der Fälle die Regeneration eine Einrichtung höchst zweckmäßiger Art ist, die der Wohlfahrt des einzelnen Individuums und dem der ganzen Art von höchstem Nutzen ist. Gerade diese Tatsache hat ja die Weltauffassung vieler Biologen in so nachhaltiger Weise beinflußt. Gleichwohl lassen sich gegen Pflügers Ausführungen eine Reihe von Einwänden tatsächlicher Natur erheben. Z. B. ist es sehr unwahrscheinlich, daß der Hunger unmittelbar zur Stillung des Bedürf-

---

[1]) Es darf indessen nicht übersehen werden, daß Pflüger durchaus nicht behauptet, daß alles, was geschieht, zweckmäßig geschehe; sagt er doch selbst wörtlich: »Soviel steht tatsächlich fest, daß die Zweckmäßigkeit der Arbeit keine absolute ist, sondern nur unter bestimmten Voraussetzungen existiert. Gerade hierin offenbart sich der rein mechanische, jeder Willkür entzogene Charakter.«

nisses führt und das Tier direkt zur Nahrungsaufnahme veranlaßt. Hier liegt doch sicher keinerlei prästabilierte Verbindung zwischen dem Bedürfnis und seiner Befriedigung vor, sondern diese Verbindung kommt erst sekundär durch die Erfahrung zustande. Eine junge Katze z. B., die nie Wasser gekostet hat, läuft trotz des größten Durstes ohne zu trinken um einen Wasserbehälter herum. Erst wenn sie die Kehle einmal mit Wasser benetzt hat, wird der Trinkreflex ausgelöst, der Kopf wird nach hinten gebeugt und das Wasser geschluckt. Aus dieser Erfahrung lernt die Katze dann wahrscheinlich, daß ein gewisses körperliches Unlustgefühl insofern mit dem Wasser verknüpft ist, als es durch dasselbe behoben wird. Dieses Unlustgefühl nennen wir Durst. Der Durst führt die Katze jedoch erst dann dazu Wasser aufzunehmen, wenn sie den Zusammenhang zwischen Durst und Wasser erfahrungsgemäß kennen gelernt hat.

Auch die Verengung der Pupille im hellen Licht ist eine Reaktion, die sich prinzipiell in keiner Weise von der Reaktion einer mit einer gewissen Regulationsvorrichtung ausgestatteten Maschine unterscheidet, wie das Bütschli des näheren ausführt. Die wirklich wichtige Fundamentalfrage ist ja auch garnicht nach dem mehr oder weniger mysteriösen Zusammenhang zwischen Reiz und Effekt, sondern vielmehr danach, wieso derartig gebaute Maschinen, die in ganz bestimmt qualifizierter Weise zu reagieren vermögen, entstanden sind. Oder anders ausgedrückt: Die Organismen sind so gebaut, daß ihre Reaktionen in sehr vielen Fällen den Charakter des Zweckmäßigen haben; das Problem lautet: wie sind die Organismen entstanden?

Vom rein kausalen Standpunkt werden wir annehmen müssen, daß die organischen Geschehnisse speziell die Formausgestaltung und Regeneration die Effekte einer mechanischen Gesetzmäßigkeit sind, die sich ohne die geringste Rücksicht auf das Endresultat geltend macht. Die Frage aber bleibt nichtsdestoweniger bestehen, woher es kommt, daß dieses Endresultat so oft ein zweckmäßiges ist. Daß es häufig nicht so ist, muß ebenso zugegeben werden, wie daß es meistens zweckmäßig ist. Gerade dieser Widerspruch reizt ja unser Interesse ganz besonders. Der einfachste Ausweg aus diesem Dilemma wäre ja, die Frage nach dem Nutzen eines organischen Vorganges für wissenschaftlich überhaupt nicht kontrovers zu erklären und das Problem auf die Erforschung des Kausalzusammenhangs der Erscheinungen zu beschränken. Indessen ist das ätiologische Bedürfnis sehr vieler Forscher hiervon allein offenbar nicht befriedigt worden. Der große Anklang, den die Theorie von der Naturzüchtung gefunden hat, erklärt sich vor allem damit, daß sie eine Erklärung für die Entstehung der Angepaßtheit der Formen zu geben scheint. Natürlich kann diese Theorie nicht etwa den Anspruch erheben, irgend etwas über die inneren Vorgänge und ihre Ursachen auszusagen, die zur Bildung solcher angepaßter

Strukturen geführt haben. Nur für die Tatsache, daß die fertig ausgebildeten Formen — die Organismen — angepaßt sind, vermag sie den Anschein einer Erklärung zu geben. Wir haben ja gesehen, daß der Einfluß der Umgebung nur insoweit als Faktor für die Angepaßtheit der Organismen in Betracht kommen kann, als nur die Formen überleben, die eben angepaßt sind, indem die nicht angepaßten Varietäten zugrunde gehen, wenn es ihnen nicht gelingt, durch Auswanderung andere Plätze zu finden, die ihrer Natur adäquater sind, wo sie also existieren können. Hier können wir natürlich einen direkten kausalen Zusammenhang zwischen den Vorgängen im Innern der Organismen und den Faktoren der Außenwelt nicht konstatieren, oder doch nur insoweit, als die Umgebung als ausmerzender und daher in gewissem Sinne teleologischer Faktor wirkt. Indessen, wir haben ja schon oft betont, daß es uns im Grunde weit weniger angeht, daß die Organismen überhaupt angepaßt sind, als wieso es kommt, daß sie auf äußere Eingriffe, denen sie früher nie ausgesetzt waren, zweckmäßig zu reagieren vermögen. Das ist das Problem, das der Lösung harrt.

Die Klippe, an der so viele Forscher bei dem Versuch, diese Frage zu lösen, gescheitert sind, ist, daß sie immer unsere eigene, menschliche Tätigkeit bei der Anfertigung nützlicher Dinge auf das Geschehen bei der Bildung der Organismen bezogen haben. Wir sehen dem Bau eines Schiffes zu und wissen, daß es nach seiner Vollendung dem Zweck, dem es dienen soll, entsprechen wird, mit anderen Worten, wir sehen den Vorgang, als Produkt menschlicher Vorausbestimmung an. Haben wir nun aber ohne weiteres das Recht, das Entstehen eines Organismus mit denselben Augen anzusehen und zu glauben, daß die einzelnen Vorgänge deshalb so ablaufen, weil sie dem entstehenden Individuum zum Schluß nützlich sein werden? Ohne daß wir es merkten, hat das Problem sich verschoben. Ein Schiff baut sich ja nicht selbst, und das Resultat des Baues ist doch schließlich nicht dem Schiff vom Nutzen! Ein Organismus aber baut sich selbst auf, und das Resultat des Geschehens ist nur ihm nützlich. Wenn wir nicht annehmen wollen, daß irgend eine äußere Kraft in derselben Weise, wie wir es tun, ziel- und zweckbewußt die Entstehung der Tiere und Pflanzen leitet, dürfen wir die Entstehung des Organischen nicht vom Standpunkt anthropomorphischer Vorstellungen aus beurteilen. Die Idee einer zielbewußt schaffenden Intelligenz aber müssen wir deshalb ausschließen, weil ja die Organismen bei Leibe nicht immer zweckmäßig reagieren, sondern im Gegenteil sehr oft höchst unzweckmäßig und unvollkommen.

In seinen Beiträgen zur Kritik der Darwinschen Lehre macht Gustav Wolff folgende allgemeine Bemerkungen über die Natur der Anpassung der Organismen: »Die zweckmäßige Anpassung ist das, was den Organismus zum Organismus macht, was sich uns als das eigentlichste Wesen des Lebendigen dar-

stellt. Wir können uns keinen Organismus denken ohne dieses Charakteristikum«. . . . »Wir erkennen, daß jede Erklärung, welche das Leben voraussetzt, jede postvitale Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit, voraussetzt, was sie erklären will; wir erkennen, daß die Erklärung der Zweckmäßigkeit, mit der Erklärung des Lebens zusammenfallen muß«. In diesen Worten steckt sicher ein berechtigter Kern, doch hat Wolff in manchen Punkten offenbar über das Ziel hinaus geschossen. Fischel hat ihm schon nachgewiesen (1900), daß die Reaktionen oft nicht zweckmäßig sind, so wenn in einem Auge zwei Linsen regenerieren, oder wie wir hinzufügen wollen, wenn sich bei Krebsen eine Antenne an Stelle des Auges, oder bei gewissen Würmern ein Kopf an Stelle des Schwanzes oder ein Schwanz an Stelle des Kopfes bildet. Angesichts solcher Geschehnisse ist es doch wohl zu viel behauptet, wenn man sagt, daß die Fähigkeit der Organismen auf äußere und innere Reize zweckmäßig zu reagieren, gleichbedeutend mit dem sei, was wir unter Leben verstehen. Alles, was wir auszusagen berechtigt sind, ist, daß unter gewissen Bedingungen eine Reihe von Organismen sich als fähig erwiesen haben, sich zu vervollständigen und daß diese Fähigkeit als Anpassungsgeschehen gedeutet werden kann. Die Frage nach dem Wesen und den Gesetzen der Anpassung überhaupt würde uns weit über den Rahmen dieses Werkes hinausführen. Jedenfalls würde ein derartiges intensiveres Eingehen auf diese Frage höchstwahrscheinlich zu der Einsicht führen, daß es sehr viel verschiedene Arten von Anpassungserscheinungen gibt, die gesondert und von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet werden müssen. Wir wollen daher unsere Schlußbetrachtungen lediglich auf die Regenerationsvorgänge beschränken, die nach ihrer Vollendung den betreffenden Tieren offenbar von Nutzen sind. Unsere Analyse dieser Vorgänge hat uns gelehrt, daß die Regenerationskraft nicht durch schrittweise Steigerung nützlicher Variationen in dieser Richtung erworben sein kann. Formen, die regenerationsfähiger sind, haben ja durchaus nicht die Chance, ihre Genossen zu überleben oder mehr Nachkommen zu hinterlassen, diese Dinge hängen, wie wir gesehen haben, mit der besseren oder schlechteren Entwicklung dieser Fähigkeit oft kaum zusammen. Die Regenerationskraft gehört im Gegenteil offenbar zu den Grundeigenschaften der lebendigen Materie und ist dem Einfluß der Selection, so weit wir sehen können, gar nicht oder doch nur sehr wenig unterworfen. Die Erscheinungen der Regeneration gehören in die große Klasse der Wachstumserscheinungen. Weder Wachstum noch Regeneration lassen sich aus dem Nutzen heraus erklären, den sie den Körpern bringen, deren untrennbare Eigenschaften sie sind. Die Tatsache, daß die Regeneration einem Organismus nützlich ist, kann nicht ohne weiteres die Entstehung dieser Fähigkeit erklären.

Literatur.

Zoologische Literatur.

Abel.
1903. Beiträge zur Kenntnis der Regeneration bei den Limicole Oligochäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXXIII, 1903.

Adami, J. G.
1900. On Growth and Overgrowth and on the Relationship between Cell-Differentiation and the Development of Tumours. The Medicale Chronicle.

Albrecht, E.
1897. Entwicklungsmechanik. Biol. Zentralbl., XVII., p. 769—785.
1905. Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik. Ber. d. Senkenberg-Naturforscher-Gesellschaft. Frankfurt a. M. 1905.

Aldrovandus, Ulysses.
1642. Historia Monstrorum. MDCXLII. Cap. VIII.
1645. De quadrupedibus digitatis oviparis. Lib. II. Boloniae MDCXXXXV.

Alessandri, R.
1897. Einpflanzung lebender, erwachsener oder embryonaler Gewebe in einige Organe des Körpers. Policlinico 1897.

Allman, J. A.
1864. Report of the present State of our Knowledge of the Reproductive System in the Hydroida. Report of the 33d Meeting of the British Assoc., 1864.

Andrews, E. A.
1890. Autotomy in the Crab. The American Naturalist, XXIV, 1890.
1891. Report upon the Annelida Polychaeta of Beaufort, North Carolina. Proc. U. S. National Museum, XV, p. 286, 1891.
1906. Partial Regenerations of the sperm-receptacle in Crayfish. Journ. of exp. Zool., Vol. III, No. 1.

Andrews, G. F.
1897. Some Spinning Activities of Protoplasm, etc. Journ. Morph., XII, 1897.

Apostolides, N. Christo.
1882. Anatomie et développement des Ophiures. Arch. Zool. Expérim., X, 1882.

Ariola, V.
1903. Rigenerazione dell' oftalmopodite in due Decapodi. Monit. Zool. Ital. Anno 14, 1903, No. XII, p. 316. (Rendic. 4. Assemblea Unione zoolog. Ital. Rimini.)

Aristoteles.
Historia de animalibus, Julio Caesare Scaligero interprete, cum ejusdem Commentariis. Tolosae, MDCXIX, Lib. II, Cap. XX.

Arnoult de Nobleville et Salerne.
1756. Suite de la matière médicale de Geoffroy, t. XII, MDCCLVI.

Aschoff, L.
1895. Regeneration und Hypertrophie. Ergebnisse d. allg. Path. Morph. und Physiol., 1895.

Askanatzy.
1891. Zur Regeneration der quergestrichenen Muskelfasern. Virchows Archiv, 125. Bd., 1891.

Assheton, Richard.
1906. On Growth Centres in Vertebrate Embryos. 9 Fig. Anat. Anz., 27. Bd., No. 4/5, p. 125—127; No. 6/7, p. 157—170.

Baer, C. E. von.
1828—37. I. Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Königsberg 1828—1837.
1886. II. Reden und kleinere Aufsätze. Studien aus dem Gebiet der Naturwissenschaft. 2. Aufl. Braunschweig 1886.

Balbiani, E. G.
1888. Recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Recueil zool. de la Suisse, V, 1888.
1891. Sur les régénérations successives du peristome etc. chez les stentors etc. Zool. Anz., XIV, 1891.
1891. Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliés. Arch. micogr., IV et V, 1891—93.

Bardeen, C. R.
1901. On the Physiology of the Planaria maculata etc. Am. Jour. Physiol., V, 1901.
1902. Embryonic and regenerative Development in Planarians. Biol. Bull., Vol. 3, 1902, No. 6, p. 262—288.
1903. Factors in Heteromorphosis in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech., XVI, 1903.

Bardeen, Ch. R., and Baetjer, F. H.
1903. The inhibition Action of the Roentgen Rays on Regeneration in Planarians. Journ. of experim. Zool., Vol. 1, Nr. 1, p. 191—195.

Barfurth, D., und Dragendorff, O.
1902. Versuche über Regeneration des Auges und der Linse beim Hühnerembryo. Verh. d. Anat. Ges. in Halle 1902.

Barfurth, L.
1891—1906. Regeneration. Ergebnisse d. Anat. und Entwickl. Merkel und Bonnet, 1891—1906.
1891. Versuche zur funktionellen Anpassung. — Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat., XXXVII, 1891.
1893. Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte, IX, 1893.
1893. Über organbildende Keimbezirke und künstliche Mißbildungen des Amphibieneies. Ibid., 9. Heft, 1893.
1893. Zur Entwicklung der Regeneration der Chorda dorsalis bei den urodelen Amphibien. Anat. Anz., Bd. VII, p. 104—106.
1893. Die Regeneration des Amphibienschwanzes. Ibid., P. f.
1894. Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenteile bei den Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1894.
1895. Entwicklungsmechanik. Aula. Akadem. Wochenschr., 1895.
1895. Versuche über parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Archiv f. Entw.-Mech. d. Org., 2. Bd., 1895.
Die Rückbildung des Froschlarvenschwanzes und die sog. Sarkoplasten. Arch. f. mikr. Anat., 29. Bd.
1895. Sind die Extremitäten der Frösche regenerationsfähig? Arch. f. Entw.-Mech., I, 1895.
1899. Die experimentelle Herstellung der Cauda bifida bei Amphibienlarven. Ibid., IX, 1899.
1901. Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verh. d. Anat. Ges., 1901.

Barrois, J.
1877. Mémoire sur l'embryologie des némertines. Ann. Sc. Nat. (6), tome VI, 1877.

Bataillon, E.
1901. La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. Arch. f. Entw.-Mech., XI, 1901.
1901. Etudes expérimentales sur l'Evolution des Amphibiens. Ibid., XI, 1901.

Bateson, W.
1894. Materials for the Study of Variation. London 1894.
1902. Mendels Principles of Heredity. Cambridge 1902.

Baudelot.
1869. De la régénération de l'extrémité céphalique chez Lombric terrestre. Bull. Soc. d. Sc. Nat., Strasbourg, II, 1869.

Beltzow.
1883. Untersuchungen über Entwicklung der Regeneration der Sehnen. Arch. f. mikr. Anatomie, 1883.

Benham, W. B.
1896. Fission in Nermertines. Q. J. Micr. Sc., XXXIX, 1896.

Bergh, R. S.
1895. Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.
1896. Über den Begriff der Heteromorphose. Arch. f. Entw.-Mech., III, 1896.

Bert, P.
1860. Recherches expérimentales. Ann. d. Sc. Natur. (5 Ser.), V, 1860.

Bertold.
1891. Überpflanzung von Cutis auf Paukenhöhlenschleimhaut. Berl. klin. Wochenschr. 1891.

Bethe, A.
1893. Ein Carcinus maenas (Taschenkrebs) mit einem rechten Schrittbein an der linken Seite des Abdomens. Ein Beitrag zur Vererbungstheorie. Arch. f. Entw.-Mech., 3. Bd., 1893, p. 303 ff.
1902. Über die Regeneration peripherischer Nerven. Archiv Psychiatr. XXIV, 1902.
1903. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Bickford, E. E.
1894. Notes on Regeneration and Heteromorphosis in Tubularian Hydroid. Journ. Morph., IX, 1894.

Bieberhofer, Raoul.
1905. Über Regeneration des dritten Maxillipeds beim Flußkrebs. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organ. Bd. 19, Heft 2, p. 513—517.

Biedermann, W.
1901. Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jena, Zeitschr. f. Naturw., XXXVI, 1901.

Billard, Armand.
Régénération de l'Obelia dichotoma L. Comp. rend. Soc. Biol., T. 58, No. 23, p. 1048—1049.
Régénération du Tabularia indivisa L. Ibid., T. 58, No. 23, p. 1048—1049.

Bizzozero, G.
1888. Über Regeneration der Elemente der schlauchförmigen Drüsen und des Epithels des Magendarmkanals. Anat. Anz. 1888.

Blumenbach.
1787. Specimen physiologiae comparatae inter animantia calidi et frigidi sanguinis. Commentationes soc. reg. scient. Gottingensis, Vol. VIII. Gottingae 1787.

Bock, M. von.
1897. Über die Knospung von Chaetogaster diaphanus. Jena, Zeitschr. f. Naturw., XXXI, 1897.

Bonnet, C.
1745. Traité d'insectologie. Seconde partie. Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce, qui coupés par morceaux, deviennent autant d'animaux complets. Paris 1745.

Bordage, E.
1897. Phénomènes d'autotomie observés chez les Nymphes de Monandroptera inuncans et de Raphiderus scabrosus. Compt. Rend. de la Soc. de Biologie. Paris 1897.
1897. Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmides. Ibid., 1897.
1898. Sur les localisations des surfaces de régéneration chez les Phasmides. Ibid., 1898.
1898. Cas de régénération du bec des oiseaux expliqué par la loi de Lessona. Ibid., 1898.

Bordage, E.
1899. Régénération des membres chez les Mantides etc. Compt. Rend. de la Soc. de Biologie. Paris 1899.
1899. Sur le mode probable de la formation de la soudure fémoro-trochantérique chez les Arthropodes. Ibid., 1899.
1900. On the Absence of Regeneration in the Posterior Limbs of the Orthoptera Saltatoria and its Probable Causes. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1900.
1900. Regeneration of the Tarsus and of the Two Anterior Parts of Limbs in the Orthoptera Saltatoria. Ibid., 1900.
1900. Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. Bull. scientif de la France et de la Belgique.

Born, G.
1885. Biologische Untersuchungen. I. Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat., XXIV, 1885.
1893. II. Über Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. 1893, p. 609.
1894. III. Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. d. schles. Gesellsch. für vaterländ. Kultur, 1894.
1894. Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Ibid. Breslau 1894.
1895. Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verh. d. anat. Gesellsch. in Basel, 1895.
1897. Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech., IV, 1897.

Boulenger, G. A.
1888. On the Scaling of the Reproduced Tail in Lizards. Proc. Zool. Soc., London 1898.

Boveri, Th.
1889. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. f. morph. Phys. München, V, 1889.
1895. Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entw.-Mech., II, 1895.
1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. Kupffer, 1899, p. 383.
1901. Über die Polarität des Seeigeleies. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, (N. F.), XXXIV, 1901.
1901. Die Polarität von Ovocyle, Ei und Larve von Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., XIV, 1901.
1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. phys. med. Ges. Würzburg, N. F. 35, p. 67.
1904. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, Fischer, 1904.

Boving, A. M.
1905. Closure of longitudinally split Tubularian stems. Biol. Bull., VII, 1905.

Brachet, A.
1903. Recherches expérimentales sur l'oeuf de Rana fusca. Arch. de Biol., T. 21, Facs. 1, p. 103—160.

Brachet, H., et Benoit, F.
1899. Sur la régénération du crystallin chez les amphibiens urodeles. Bibliographie Anatomique, 1899.

Braem, F.
1893. Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. w. Zool., 1893.
1893. Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die entwicklungsmechanischen Studien von H. Driesch. Biol. Zentralbl., 13. Bd., 1893.
1893. Was ist ein Keimblatt? Ibid.

Brand, F.
1896. Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch., V, 1896.

Braus, Herrmann.
1903. Versuch einer experimentellen Morphologie. Sitzungsber. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, 1903.
1904. Demonstration überzähliger Extremitäten an einer lebenden, in Metamorphose befindlichen Unkenlarve. Ibid., Heidelberg.
1904. Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorenlarven. Verh. d. Anat. Ges. XVIII. Vers. in Jena 1904.
1904. A. Banchi (Florenz) und seine Gliedmaßentransplantationen bei Anurenlarven. Zool. Anz., 1904.

Broussonet, M.
1786. Observations sur la régénération de quelques parties du corps des Poissons. Hist. d. l'Acad. Roy. des Science, 1786.

Brindley, H. H.
1894. On a specimen of Hemidactylus Gleadovii, Murray, with a Bifid Renewed Tail. Journ. of the Bombay Natural History Society, IX, 1894.
1897. On the Regeneration of Legs in the Blattidae. Proc. Zool. Soc., London 1897.
1898. On certain Characters of reproduced Appendages in Arthropoda, particularly in the Blattidae. Ibid., 1898.
1898. Some Cases of Caudal Abnormality in Mabuia Carinata and other Lizards. Journ. of the Bombay Natural History Society, XI, 1898.
1900. Note on some Abnormalities of the Limbs and Tails of Dipnoan Fisches. Proceed. Cambridge Phil. Soc., X, 1900.
1902. Regeneration in Samia ailanthus. Proceed. Cambridge Phil. Soc., XI, 1902.

Bülow, C.
1882. Über Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern. Arch. f. Naturg., XLIX, 1882.
1883. Die Keimschichten des wachsenden Schwanzendes von Lumbriculus variegatus usw. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXIX, 1883.
1883. Über anscheinend freiwillige und künstliche Teilung mit wechselnder Regeneration bei Coelenteraten, Echinodermen und Vermes. Biol. Zentralbl., III, 1883—84.

Busachi, P.
1887. Über die Neubildung von glatten Muskeln. Zentralbl. f. med. Wissensch., 1887.
1888. Über die Neubildung von glattem Muskelgewebe. Ziegler und Nauwerk, Beiträge zur pathol. Anatomie u. zur allg. Pathologie, 1888.

Busse, O.
1897. Über das Fortleben losgetrennter Gewebsteile. Virch. Arch., 149. Bd., 1897.

Bütschli, O.
1901. I. Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker. Arch. f. Entw.-Mech., XI, 1901, p. 429.
1901. II. Mechanismus u. Vitalismus. Leipzig 1901.

Byrnes, Esther F.
1898. On the Regeneration of Limbs in Frogs after the Exstirpation of Limb Rudiments. Anat. Anz., XV, 1898.
1904. On the skeleton of regenerated anterior limbs in the Frog. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. Woods Holl Mass, Vol. 7, No. 2/4, 1904.
1904. The Regeneration of double Tentacles in the Head of nereis dumesilii. Ibid., 6 Fig.

Cadiat, O.
1876. Du cristallin, anatomie et développement, usage et régénération. Thèse d'agrégation. Paris 1876.

Cajal, S. R.
1905. Critiques de la théorie de l'autorégénération des nerfs. Comp. rend. Soc. Biol., Nr. 32.
1905. Mécanisme de la régénération des nerfs. Compt. rend. Soc. Biol.

Caporaso.
Sulla rigenerazione del midollo spinale, della coda dei tritoni. Instituto Anatomo-Patologico di Modena. Zieglers Beiträge.

Cardanus, Hieronymus.
1580. De subtilitate. Lugundi, MDLXXX.

Carlgren, O.
1902. Über die Regeneration der Seeanemonen. Forhandl. vid. nordiska naturforskare och läkare mötet i. Helsingfors den 7. till 12. Juli 1902, VI Sekt. för zoologi. Helsingfors 1903.

Carnot, P.
1899. Les régénérations des organs. Paris 1899.
1900. Les réparations expérimentales des tissus. La presse méd., 1900, p. 237—239.

Carriere, J.
1880. Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. Würzburg 1880.

Caullery, M.
1895. Contribution à l'Etude des Ascidies composées. Bull. sc. d. France et Belgique, XXVII, 1895.

Cerfontaine, P.
1902. Recherches expérimentales sur la Régénération et l'Heteromorphose chez Astroïdes Calyculosis et Pennaria Cavolinii. Arch. de Biologie, XIX, 1902.

Chabry, L.
1887. Contributions à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journ. de l'Anat. et Phys., XIII, 1887.
1888. Production expérimentale de la segmentation cellulaire bornée au noyau. C. rend. Soc. Biol., V, 1888, p. 589.

Chantran, S.
1873. Expériences sur la régénération des yeux chez les écrevisses. Compt. Rend. de l'Acad., LXXVI, 1873.

Child, C. M.
Studies in Regulation:
1902. I. Arch. f. Entw.-Mech., XV.
1903. II. Ibid., XV.
1903. III. Ibid., XVII.
1904. IV. Journ. Exp. Zool., I.
1904. V. Ibid., I.
1905. VI. Ibid., I.
1905. VII. Ibid., II.
1905. VIII. Arch. f. Entw.-Mech., XIX.
1905. IX. Ibid., XX.
1905. X. Ibid., XX.
Form Regulation in Cereanthus:
1903. I. Biol. Bull., V.
1904. II—IV. Ibid., vol. VI.
1904. V—VII. Ibid., vol. VII.
1905. VIII/IX. Ibid., vol. VIII.
1901. Fission and Regulation in Stenostomum leucops. Ibid., II.
1906. Contributions toward a Theory of Regulation. I. The Significance of the Different Methods of Regulation in Turbellaria. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 20, 1906.

Child, C. M., and Young, A. N.
1903. Regeneration of the Appendages in Nymphs of the Agrionidae. Arch. f. Entw.-Mech., XV, 1903.

Chun, C.
1892. Die Dissogonie der Rippenquallen, Festschr. f. Leuckart, 1892.
1895. Bemerkungen über den Aufsatz v. H. Driesch u. T. H. Morgan »Von der Entwicklung einzelner Ctenophorenblastomeren«. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organe, 2. Bd., 1895.
1895. Über Postgeneration nach Ctenophoren. Briefliche Mitteilung an Roux. Veröffentlicht von Roux in Nr. 72. Ges. Abh., 1895.

Cippolina, A.

1899. Experimentaluntersuchungen über die partielle Regeneration des Pankreas. Riforma med., 1899. Ber. v. Barbacci im Zentralbl. f. anat. Path. u. path. Anat., 1899.

Colucci, V. S.

1885. Studio sperimentale sulla rigenerazione degli arti e della coda nei Tritoni. Rendeconto delle sessioni della R. Accad. d. Scienze dell' Ist. di Bologna, 1885.

1891. Sulla regenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. Memorie della R. Accad. delle Scienze dell' Ist. di Bologna, 1891.

Conklin, E. G.

1898. Environmental and Sexual Dimorphism in Crepidula. Proc. Acad. Nat. Science, Philadelphia 1898.

1898—99. Protoplasmic movement as a factor of differentiation. Biol. Section Woods Holl 1898—99.

1905. The Organization and Cell-Lineage of the Ascidians. Journ. of the Acad. of Nat. Sc. Philadelphia N. Ser., Vol. 13.

1905. Mosaic Development in Ascidian Eggs. Journ. Exp. Zool., II, 1905.

1905. Organ-forming substances in the egg of Ascidians. Biol. Bull., Vol. VIII, 1905.

1905. Organ-forming Germ-Regions in the egg of Ascidians and Snails. Journ. of experim. Zool., 2. Bd., 1905.

Contijan.

1890. Sur l'autotomie chez la sauterelle et le lezard. Compt. Rend. de l'Acad., 1890.

Coutière, H.

1898. Notes sur quelques cas de régénération hypotypique chez Alpheus. Bull. Soc. Ent. de France, 1898.

Crampton, H. E.

1894. I. Reversal of Cleavage in a sinistral Gasteropod. Ann. New York. Med. Sc. 8, 1894, p. 167.

1896. Experimental Studies on Gasteropod Development. Arch. f. Entw.-mech., III, 1896.

1897. The Ascidian Half-Embryo. New York Acad. of Sc., X, 1897.

1899. An experimental Study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw.-Mech. 9, 1899, p. 293.

Curtis, W. C.

1902. The life History, the normal Fission and the Reproductive Organs of Planaria maculata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., XXX, 1902.

Czerny, A.

1905. Versuche über Regeneration bei Süßwasserschnecken. Arch. f. Entw.-Mech., XIX, 1905.

Czwiklitzer, Richard.

1905. Zur Regeneration des Vorderendes von Ophryotrocha puerilis. Clap.-Metsch. Archiv f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 19, H. 2, p. 140—147.

Dalyell, J. G.

1814. Observations on Some Interesting Phenomena in Animal Physiology, exhibited by Several Species of Planariae. Edinburgh 1814.

1847. Rare and Remarkable Animals in Scotland. London 1847—48.

1851. Powers of the Creator, 1851.

Darwin, C.

1854. Monograph of the Cirrepedia, 1854.

1868. The Variation of Animals and Plants under Domestication.

Davenport, C. B.

1893. Studies in Morphogenesis. I. On the Development of the Cerata in Aeolis. Bull. Mus. Comp. Zool., XXIV, 1893.

1894. Studies in Morphogenesis. II. Regeneration in Obelia and its Bearing on Differentiation in the Germ-plasma. Anat. Anz., IX, 1894.

1897. Experimental Morphology, I and II. New York 1897—99.

Dawydoff, C.
1901. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXIX, 1901.
1902. Über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten. Zool. Anz., XXV, 1902.
Deegener, P.
1902. Anmerkungen zum Bau der Regenerationskrypten des Mitteldarms von Hydrophilus. Zool. Anz., XXV, 1902.
Delage, Y.
1895. La Structure du Protoplasma et les Théories sur l'Hérédité. Paris 1895.
1899. Études sur la Mérogonie. Arch. de Zool. expérim. et générale, 1899.
1899. Études sur la Mérogonie. Ibid., VII, 1899.
1901. Etudes expérimentales sur la Maturation cytoplasmique chez les Echinodermes. Ibid., IX, 1901.
1901. Les Théories de la Fécondation. Verh. Internat. Zool. Kongreß zu Berlin 1901.
Dendy, A.
1856. On the Regeneration of the Visceral Mass in Antedon Rosaceus. Stud. Biol. Lab., Owens College, I, 1856.
Dewitz, H.
1894. Über das Abwerfen der Scheren des Flußkrebses. Biol. Zentralbl., V, 1894.
Driesch, H.
1890. Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb. (Syst. Abt.), V, 1890.
1891. Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung. Biol. Zentralbl., XI, 1891.
1891. Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Jena 1891.
1891—93. Entwicklungsmechanische Studien.
1891. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Zeitschr. f. wiss. Zool., LIII, 1891.
1891. II. Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der tierischen Formbildung. Ibid.
1892. III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Ibid., LV, 1892.
1892. IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen. Ibid.
1892. V. Von der Furchung doppeltbefurchteter Eier. Ibid.
1892. VI. Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. Ibid.
1893. VII. Exogastrula und Anenteria. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel, II, 1893.
1893. VIII. Über Variation der Mikromerenbildung. Ibid.
1893. IX. Über die Vertretbarkeit der »Anlagen« von Ektoderm und Entoderm. Ibid.
1893. X. Über einige allgemeine entwicklungsmechanische Ergebnisse. Ibid.
1892. Kritische Erörterungen neuerer Beiträge zur theoretischen Morphologie. II. Zur Heteromorphose der Hydroidpolypen. Biol. Zentralbl., XII, 1892.
1893. Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz., VIII, 1893.
1893. Zur Theorie der tierischen Formbildung. Biol. Zentralbl., XIII, 1893.
1893. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig 1893.
1894. Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894. (Also Arch. f. Entw.-Mech., IV, 1896.)
1895. Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1895.
1895. Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Ibid., II, 1895.
1896. Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Zentralbl. XVI, 1896.
1896. Über den Anteil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsresultaten. Arch. f. Entw.-Mech., III, 1896.
1896. Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Ibid., III, 1896.
1896. Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Ibid., IV, 1896.

Driesch, H.

1896. Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwicklung der Echinodermen. Arch. f. Entw.-Mech., IV, 1896.
1896. Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. Vierteljahrsschr. d. nat. Ges., Zürich, XVI, 1896.
1897. Über den Wert des biologischen Experiments. Ibid., V, 1897.
1897. Neuere Beiträge zur exakten Morphologie in englischer Sprache. III (1896). Ibid.
1897. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. I. Von den Regulationen, Wachstums- und Differenzierungsfähigkeiten der Tubularia. Ibid.
1897. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse. Ibid.
1898. Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Ibid., VII, 1898.
1899. Von der Methode der Morphologie. Biol. Zentralbl., XIX, 1899.
1899. Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. f. Entw.-Mech., VIII, 1899.
1899. Studien über das Regulationsvermögen. II. Quantitative Regulationen bei der Reparation der Tubularia. Ibid., IX, 1899. III. Notizen über die Auflösung und Wiederbildung des Skeletts von Echinidenlarven. Ibid.
1899. Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Ergebn. d. Anat. u. Entw. (1898), 1899.
1900. Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entw.-Mech., X, 1900.
1900. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. IV. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Ibid.
1901. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. V. Ergänzende Beobachtungen an Tubularia. Ibid., XI, 1901.
1901. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
1901. Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Ergebn. d. Anat. u. Entwickl., XI, 1901.
1902. Zwei Beweise für die Autotomie von Lebensvorgängen. Verh. d. Intern. Zool.-Kongr. Berlin 1902.
1902. Über ein neues harmonisch-äquipotentielles System usw. Arch. f. Entw.-Mech., XIV, 1902.
1902. Studien usw. VI. Die Restitution der Clavellina lepadiformis. Ibid.
1902. Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeimes. Ibid., XIV, 1902.
1902—03. Kritisches und Polemisches, I—IV. Biol. Zentralbl., XXII, 1902 u. XXIII, 1903.
1902. Studien über das Regenerationsvermögen der Organismen. VII. Zwei neue Regulationen bei Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech., XIV, 1902.
1903. Drei Aphorismen zur Entwicklungsphysiologie jüngster Stadien. Ibid., XVII.
1903. Über Änderungen der Regulationsfähigkeit im Verlauf der Entwicklung bei Ascidien. Ibid.
1905. Über das Mesenchym von unharmonisch zusammengesetzten Keimen der Echiniden. Ibid., XIX, Heft 4, p. 658—679.
1905. Die Entwicklungsphysiologie von 1902—05. Ergebnis d. Anat. u. Entwicklungsgesch., XIV, 1905.
1905. Skizzen zur Restitutionslehre. Arch. f. Entw.-Mech., XX, 1905.

Driesch, H., und Morgan, T. H.

1895. Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. Arch. f. Entw.-Mech., II, 1895. (Auch Driesch: Bemerkungen, usw. Zool. Anz., 1896.)

Dugès, A.

1828. Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Annales des Sc. nat. (5), XVI, 1828.
1828. Recherches sur l'Organisation des Planariées. Ibid., XV, 1828.
1829. Mémoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta. Ibid., XVI, 1829.

Dumeril.

1867. Bulletin de la société imp. d'acclimat., Okt., 1867. Nouvelles Archives du Museum d'histoire nat., III, und Comptes Rendus, 1867.

Dunker.
1906. Über Regeneration des Schwanzendes bei Syngnathiden. Arch. f. Entw.-Mech., XX, H. 1, p. 1—20.
Dunon, A. C.
1904. The Regeneration of a Heteromorphic Tail in Allolobophora Foetida. Journ. Exp. Zool., I, 1904.
Duyne, J. van.
1896. Über Heteromorphose bei Planarien. Pflügers Arch., LXIV, 1896.
Ebert.
1891. Über Regenerationsvorgänge in der Hornhaut. Verhandlungen der Sektion für Pathologie u. path. Anat. auf der Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Halle. Referat im Zentralbl. f. allg. Pathologie u. path. Anat. 1891.
1891. Kern und Zellteilung während der Entzündung und Regeneration. Intern. Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Festschrift an R. Virchow. Berlin 1891.
Ebner, V. v.
1893. Die äußere Furchung des Tritoneies und ihre Beziehung zu den Hauptrichtungen des Embryo. Aus der Festschrift f. Alex. Rollet. Jena 1893.
Egger, E.
1885. Studien über Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bonn 1885.
1889. Ein Fall von Regeneration einer Extremität bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg, 1889.
Ehlers, E.
1869. Die Neubildung des Kopfes und der vorderen Körperteile bei polychäten Anneliden. Erlangen 1869.
1899. Palolo. Biol. Zentralbl., XIX, 1899.
Eimer, Th.
1873. Über künstliche Teilbarkeit von Aurelia aurita und Cyanea capillata. Verh. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg (N. F.), VI, 1873.
Emery, C.
1897. Wer hat die Regeneration der Augenlinse aus dem Irisepithel zuerst erkannt und dargestellt? Anat. Anz., XIII, 1897.
Endres, H.
1894. Über Anstichversuche an Froscheiern. Jahresbericht der Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. Zool.-bot. Sekt. Breslau 1894.
1895. Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. II. Teil. Arch. f. Entw.-Mech., II, 1895—96.
1895. Über Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. 73. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, 18. Juli 1895.
Endres, H., und Walter, H. E.
1895. Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. I. Teil. Arch. f. Entw.-Mech., II, 1895.
Esterly, C. O.
1904. The Strukture and Regeneration of the Poisonglands of Plethodon. Publicat. Univers. Californ. Berkeley 1904. p. 42.
Eycleshymer, A. C.
1906. The Growth and Regeneration of the Gills in the Young Necturus. Biol. Bull., X, 1906.
Fiedler, K.
1891. Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeiern. Festschr. f. Nägeli u. Kölliker. Zürich 1891.
Fischel, A.
1897. Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei, 1—4. Arch. f. Entw.-Mech., VI, 1897—98.
1898. Über die Regeneration der Linse. Anat. Anz., XIV, 1898.
1900. Zur Frage der Linsenregeneration. Ibid., XVIII, 1900.
1900. Über die Regeneration der Linse. Anat. Hefte, XLIV, 1900.

Fischel, A.
1903. Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Arch. f. Entw.-Mech., XV, 1903.
1903. Entwicklung und Organdifferenzierung. Ibid.

Flemming, W.
1880. Über Epithelregeneration und sogen. freie Kernbildung. Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880.

Flexner, S.
1898. The Regeneration of the Nervous System of Planaria torva and the Anatomy of the Nervous System of Double-headed Forms. Journ. Morph., XIV, 1898.

Förster, A.
1905. Kritische Besprechung der Ansichten über die Entstehung von Doppelbildungen. Würzburg. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. 1905.

Fraisse, P.
1885. Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders bei Amphibien und Reptilien. Kassel und Berlin 1885.

Fredericq, L.
1883. Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux. Arch. d. Zool. expérim. (Ser. 1), 1883.
1887. L'autotomie chez les étoiles de mer. Revue Scientifique (Ser. 3), XIII, 1887.
1893. L'autotomie ou la mutilation dans le règne animal. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique (Ser. 3), XXVI, 1893.

Frenzel, J.
1891. Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere. Arch. f. d. ges. Physiol., L, 1891.

Friedländer, B.
1895. Über die Regeneration herausgeschnittener Teile des Zentralnervensystems von Regenwürmern. Zeitschr. f. wiss. Zool., LX, 1895.
1898. Über den sog. Palolowurm. Biol. Zentralbl., XIX, 1899.
1899. Nochmals der Palolo usw. Ibid., XIX, 1899.
1899. Verbesserungen und Zusätze zu meinen Notizen über den Palolo. Ibid. 1899.

Friedrich, Paul.
1906. Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. Arch. f. Entwicklungsmech., XX, H. 4, 1906.

Fuckel, Fr.
1896. Über die Regeneration der Glandula submaxillaris und infraorbitalis beim Kaninchen. Inaug.-Diss. Freiburg 1896.

Fuhrmann, M.
1898. Sur les phénomènes de la régénération chez les Invertébrés. Arch. Sc. Nat., V, 1898.

Gachet, M. H.
1834. Mémoire sur la reproduction de la queue des reptiles sauriens. Actes de la société linnéenne de Bordeaux, No. 36, 25 Juillet 1834.

Gallowey, T. W.
1900. Studies on the cause of the accelerating effect of Heat upon growth. Amer. Natur., 34, 1900, p. 949.

Gast, Reinhard, und Godlewsky jun.
1903. Die Regulationserscheinungen bei Pennaria cavolinii. Arch. f. Entw.-Mech., XVI, H. 1, p. 76—116.

Gayat.
1873. Experimentalstudien über Linsenregeneration. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk., 1873.

Gerassimow, J.
1902. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol., I, 1902, p. 200.

Gesner, Conrad.
1686. Historia animalium. MDCLXXXVI.
Giard, A.
1872. Recherches sur les Ascidies composées. Arch. Zool. Exp., I, 1872.
1895. Polydactylie provoquée chez Pleurodèles Walthii Mich. Compt. rend. de la Soc. Biol., II, 1895.
1896. Y a-t-il antagonisme entre la »Greffe« et la »Régénération«? Ibid., 1896.
1897. Sur les régénérations hypotypiques. Ibid., IV, 1897.
1897. Sur l'autotomie parasitaire usw. Ibid., 1897.
Giard, A., et Caullery, M.
1896. Sur l'hibernage de la Clavellina lepadiformis. Comp. Rend. de l'Acad. Paris, CXXIII, 1896.
Giardina, A.
1905. Richerche sperimentali sui girini di Anuri. Monit. Zool. Ital. Anno 16, No. 7/8. Rendic. 5 Assemblea Unione Zool. Ital., 1905.
Glückselig.
1863. Uber das Leben der Eidechsen, Verhandl. d. zool.-bot. Vereins in Wien, 1863.
Godelmann, R.
1901. Beiträge zur Kenntnis von Bacillus Rosii Fabr. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmaßen. Arch. f. Entw.-Mech., XII, 1901.
Godlewski, Emil jun.
1902. O regeneracyi tabularyi (Regeneration in Tubularia after longitudinal splitting Preliminary Communication) Bul. Internat. Akad. Krakow 1902, p. 387—396.
1902. Regeneration in Tubularia after longitudinal splitting. Bulletin de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Classe d. Sc. math. et natur, 1902.
1902. Zur Kenntnis der Regulationsvorgänge bei Tabularia mesembryanthemum. Arch. f. Entw.-Mech., XVIII, H. 1, p. 111—160.
1905. Der Einfluß des Zentralnervensystems auf die Regeneration bei Tritonen. Compt. rend. des séances du 6. Congrès intern. de Zool. Berne, 1904. Ersch. Bâle 1905.
Goette, A.
1869. Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskeletts der Molche. Tübingen 1869.
Goggio, E.
Studi sperimentali sopra larve di amfibi anuri. Atti della Soc. Toscana d. Sc. nat. Pisa. Vol. 20, p. 186—223.
Goldstein, Kurt.
1903. Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung und Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech., 18. Bd.
Gonin, J.
1896. Etude sur la Régénération du cristallin. Zieglers Beiträge z. pathol. Anat., XIX, 1896.
Goodsir, H. D. S.
1844. A Short Account of the Mode of Reproduction of Lost Parts in the Crustacea. Ann. and Mag. Nat. Hist., XIII, 1844.
Graber, V.
1867. Zur Entwicklungsgeschichte und Reproduktionsfähigkeit der Orthopteren. Berichte d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien, LV, 1867.
Greef.
1867. Über Actinosphaerium Eichhornii usw. Arch. f. mikr. Anat., III, 1867.
Griffini e Marchio.
1899. Sulla rigenerazione totale della retina nei tritoni. Riforma med., 1899.
1899. Sur la régénération de la rétine chez les tritons. Arch. ital. de Biolog., XII.
Grönberg, Göstov.
1902. Einige Studien über Regeneration des vorderen Körperendes bei Oligochäten. Forhandl. vid nordiska naturforskare och läkare mötet i Helsingfors, den 7. till 12. Juli 1902. IV. Sekt. für zoologi, Helsingfors 1903.

Gruber, A.
1884—85. Über künstliche Teilung bei Infusorien, I. Biol. Zentralbl., IV, 1884—85.
1885—86. Dasselbe. Teil II. Ibid., V, 1885—86.
1886. Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg, I, 1886.
1887. Mikroskopische Vivisektion. Ibid., II, 1887.

Grunert, F.
1899. Experimentelle Untersuchungen über Regenerationsfähigkeit des Gehirns bei Tauben. Festschr. f. Neumann. 1899.

Guldfarb, A. J.
1906. Experimental study of light as a factor in the regeneration of Hydroids. Journ. of exp. Zool., Vol. III, No. 1.

Haacke, W.
1893. Gestaltung und Vererbung. Eine Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig 1893. 337 S.
1896. Entwicklungsmechanische Untersuchungen. Biol. Zentralbl., XVI, 1896, p. 481, 529, 497 ff.

Haeckel, E.
1868. Monographie der Moneren. Jena, Zeitschr. f. Naturw., IV, 1868.
1869. Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren (p. 73), 1869.
1878. Die Kometenform der Seesterne und der Generationswechsel der Echinodermen. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXX, 1878.

Hahn, C. W.
1905. Dimorphism and Regeneration in Metridium. Journ. Exp. Zool., II, 1905.

Hallez, P.
1899. Régénération et Heteromorphose. Rev. scient., V, 1899.
1900. Régénération comparée chez les Polyclades et les Triclades. Assoc. Franç. pour l'avancement des sciences. Compt. Rend, 28 Sess., Part 1, 1900.

Hammar, J.
1900. Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? Arch. f. mikr. Anat., 55. Bd., 1900, p. 313.

Hargitt, C. W.
1897. Recent Experiments on Regeneration. Zool. Bull., I, 1897.
1899. Experimental Studies upon Hydromedusae. Biol. Bull., I, 1899.

Hargitt, G. T.
1900. Notes on Regeneration of Gonionema. Biol. Bull. IV, 1900.
1904. Regeneration in Rhizostoma Pulmo. Journ. Exp. Zool., I, 1904.

Harmer, S. F.
1891. On the Regeneration of lost Parts in Polyzoa. Report of the Sixtieth Meeting of the British Assoc. in 1890, 1891.
1891. Origin of Embryos in Ovicelle of Cyclostomatous Polyzoa. Proc. Cambr. Philos. Sol. VII, 1891.
1892. On the Nature of the Exeretory Processes in Marine Polyzoa. Quart. Journ, Univ. Sc., XXXIII, 1892.
1896. The Cambridge Natural History, II, Polyzoa, 1896.

Harrison, R. G.
1898. The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva. Arch. f. Entw.-Mech., VII, 1898.

Hasse, H.
1898. Über Regeneration bei Tubifex rivulorum. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXV, 1898.

Hazen, A. P.
1899. The Regeneration of a Head instead of a Tail in an Earthworm. Anat. Anz., XVI, 1899.
1902. Regeneration in Hydractinia and Podocoryne. Amer. Naturalist, XXXVI, 1902.
1903. The Regeneration of an Oesophagus in the Anemone, Sagartia luciae. Arch. f. Entw.-Mech., XIV, 1902.
1903. Regeneration in the Anemone, Sagartia luciae. Ibid., XVI, 1903.

Hefferan, M.
1902. Experiments in Grafting Hydra. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
Heider, K.
1897. Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Zentralbl., IV, 1897.
Heineken, C.
1828—29. Experiments and Observations on the Casting off and Reproduction of the Legs in Crabs and Spiders. Zool. Journ., IV, 1828—29.
Hepke, P.
1897. Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXV, 1897.
Herbst, C.
1894. Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Morphologie. Biol. Zentralbl., XIV und XV, 1894 u. 1895.
1895—99. Über die Regeneration antennenähnlicher Organe an Stelle von Augen. I. Arch. f. Entw.-Mech., II, 1895.
1896. II. Versuche an Sycionia sculpta. Vierteljahrschr. d. naturf. Ges. Zürich 1896.
1899. III. u. IV. Weitere Versuche usw. Arch. f. Entw.-Mech., IX, 1899.
1896. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung usw. Ibid., II, 1896.
1897. Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, I. Ibid., V, 1897.
1901. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.
1901. Über die Regeneration usw., V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit der Qualität des Regenerates von den nervösen Zentralorganen. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1901.
1902. Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. Ibid., 1902.
d'Herculais, K.
1875. Recherches de l'organisation et du développement des volucelles. 1875.
Herlitzka, A.
1896. Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritoni (triton cristatus). Arch. f. Entw.-Mech., II, 1896.
1901. Nouvelles recherches sur le développement des blastomères isolées. Arch. Ital. Biol., XXXVI, 1901.
Herrick, F. H.
1895. The American Lobster. Bull. U. S. Fish Commission, 1895.
Hertwig, O.
1885. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Jena. Zeitschr., XVIII, 1885.
1885. Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Ibid., 1885.
1890. Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Ibid., XXIV, 1890.
1892. Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat., XXXIX, 1892.
1892. Ältere und neuere Entwicklungstheorien. Rede. Berlin 1892.
1893. Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat., XLII, 1893.
1894. Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Präformation oder Epigenesis? Jena 1894.
1895. Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. I. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluß schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat., XLIV, 1895.
1896. Experimentelle Erzeugung tierischer Mißbildung. Festschr. Gegenbaur. II, 1896.
1897. Zeit- und Streitfragen. II. Mechanik und Biologie. Jena 1897.
1898. Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat., LI, 1898.
1898. Die Zelle und die Gewebe. II. Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe. Jena 1898.

Hertwig, O.
1898. Beiträge usw. IV. Über einige durch Zentrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikr. Anat., LIII, 1898.
1901. Über eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raume so zu orientieren, daß sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf und Schwanzende bestimmen läßt. Denkschrift d. naturw. Ges. Jena, XI. Festschrift z. 70. Geb. O. E. Häckels.
1901. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Einleitung. Jena 1901.
1903. Weitere Versuche über den Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Entwicklung tierischer Eier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63, p. 643—657.

Hertwig, R.
1892. Über Befruchtung und Konjugation. Referat auf den Verhandlungen der deutschen zoolog. Ges. 1892.

Hescheler, K.
1896—98. Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden, I u. II. Jena. Zeitschr., XXX, 1896 u. XXXI, 1898.
1897. Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. 1897.

Hines, C. S.
1905. The Influence of the Nerve on the Regeneration of the Leg of Diemyctylus. Biol. Bull., X, 1905.

Hirota, S.
1895. Anatomical Notes on the »Comet« of Linkia multifora. Zool. Mag. Tokyo, VII, 1895.

His, W.
1875. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
1901. Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Anz. 1901, p. 307.

Hjort, Joh.
1895. Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. Anat. Anz., 1895.

Hofer, B.
1889. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jena. Zeitschr. f. Naturf., XXIV, 1889.
1894. Ein Krebs mit einer Extremität statt eines Stielauges. Verh. d. d. zool. Ges. 1894.

Holmes, J. J.
1904. The Problem of Form Regulation. Arch. f. Entw.-Mech., XVII, 1904.

Horst, R.
1886. Zur Regenerationsliteratur. Zool. Anz., IX, 1886.

Hoy, P. R.
1871. The Development of Amblystoma lucida. The American Naturalist, 1871.

Hubrecht, A. A. W.
1887. Report on the Nemertines. Reports of the Challenger Expedition, 1887.

Hübner, O.
1902. Neue Versuche aus dem Gebiete der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. Inaug. Diss., 1902.

Janda, V.
1902. Über die Regeneration des zentralen Nervensystems und Mesoderms bei Rynchelmis. Sitzb. d. böhm. Ges. f. Wiss., 1902.

Janssens, F. A.
Produktion artificielle de larves géantis et monstrueux dans l'Arbacia. La Cellule, T. 21, Fasc. 2, p. 247—294.

Joest, E.
1895. Transplantationsversuche an Regenwürmern. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwiss. Marburg 1895.
1897. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech., V, 1897.

Johnstonus, Joannes.
1657. Historia naturalis de quadrupedibus. Amstelodami, MDCLVII.

Ischikawa, C.
1890. Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLIX, 1890.

Kammerer, P.
1905. Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe. Arch. f. Entw.-Mech., XIX, 1905.
1905. Die angebliche Ausnahme von der Regulationsfähigkeit bei den Amphibien. Zentralbl. f. Phys., Bd. 19, Nr. 18.

Kathariner, L.
1901. Über die bedingte Unabhängigkeit des polardifferenzierten Eies von der Schwerkraft. Arch. f. Entw.-Mech., XII, 1901.
1901. Weitere Versuche über die Selbstdifferenzierung des Froscheies. Ibid., XII, 1901.

Keibel, Franz.
1903. Bemerkung zu W. Roux' Aufsatz: »Über die Ursachen der Hauptrichtungen des Embryo im Froschei.« Anat. Anz., Bd. 23, 8/9, p. 224.

Kellogg, V. L.
1904. Regeneration in Larval Legs of Silkworms. Journ. Exp. Zool., I, 1904.
1904. Restorative Regeneration in Nature of the Starfish Linckia duplex. Journ. Exp. Zool., I, 1904.

Kennel, J. von.
1882. Über Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1882.
1882. Über Ctenodrilus pardalis. Arb. a. d. zool. zoot. Inst. Würzburg, V, 1882.
1888. Biologische und faunistische Notizen aus Trinidad. Ibid., VI, 1888.

Kinberg, J. G. H.
1867. Om regeneration af hufvudet och de främre segmenterna hosen Annulat. Oefversigt af. kongl. Vetenskaps Akadamiens Förhandlingar, 1867.

King, H. D.
1898. Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. f. Entw.-Mech., VII, 1898.
1900. Further Studies on Regeneration in Asterias vulgaris. Ibid., IX, 1900.
1900. Observations and Experiments on Regeneration in Hydra viridis. Ibid.
1901. Experimental Studies on the Formation of the Embryo of Bufo lentiginosus. Ibid., XIII, 1901.
1903. Further Studies on Regeneration in Hydra viridis. Ibid., XVI, 1903.
1906. The Effects of Compression on the Maturation and early Development of the Eggs of Asterias forbesii. Ibid., XXI, H. 1.

Klaatsch, H.
1886. Über Stielbildung bei Tubularia mesembryanthemum. Arch. f. mikr. Anat. 1886.

Klein, J.
1895—97. Regeneration, Transplantation und Autotomie im Tierreich. Fauna Luxemburg, 5—7, 1895—97.

Knapp, P.
1900. Über Heilung von Linsenverletzung beim Fisch. Experimentelle Studie. Zeitschr. f. Augenheilk., III, 1900.

Kochs, W.
1897. Versuche über Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., XLIX, 1897.

Kopsch, F.

1896. Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. d. anat. Ges. Berlin 1896, p. 113ff.

1898. Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und von Scylliumembryonen. Ibid., Kiel 1898.

1899. Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., XVI, 1899.

1900. Über das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Ibid., XVII, 1900.

Korschelt, E.

1895. Berichte über die von E. Joest angestellten Transplantationsversuche am Regenwurm. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. z. Marburg, 1895.

1897. Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Ibid., 1897.

1898. Über Regenerations- und Transplantationsversuche bei Lumbriciden. Verh. d. deutsch. zool. Ges., 1898.

Korschelt, E., und Heider, K.

1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Teil I.

Kowalevski, A. F.

1872. Über die Vermehrung der Seesterne durch Teilung und Knospung. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXII, 1872.

Krämer, A.

1847. Über den Palolowurm. 1847.

1899. Palolountersuchungen. Biol. Zentralbl., XIX, 1899.

1899. Palolountersuchungen im Oktober und November 1898. Ibid., 1899.

Krauss.

1898. Selbstverstümmelungen bei den Heuschrecken. Prometheus, IX, 1898.

Krueber, J.

1900. An Experimental Demonstration of the Regeneration of the Pharynx of Allolobophora from Entoderm. Biol. Bull., II, 1900.

Kupffer, C. v.

1896. Eröffnungsrede der Verhandlungen der anat. Ges. in Berlin 1896. Über die neueren Richtungen und Bestrebungen in der Biologie.

Lacépède, B. G. E. de.

1790. Histoire naturelle des quadr. ovip. et des serpents. 1790.

Lang, A.

1888. Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere. Jena 1888.

Langley, J. N.

1895. Regeneration of sympathetic fibres. Journ. of phys., 1895.

1902. On the regeneration of pre-ganglionic and of post-ganglionic visceral nerve fibres. Journ. phys., Vol. 22.

Lefèvre, G.

1898. Regeneration in Cordylophora. Johns Hopkins University circulars, Feb. 8, 1898.

Léger, L.

1896. Mutilation pathologique et régénération chez le Protoptère. C. R. Soc. biol. Paris.

Lemon, C. C.

1900. Notes of the physiology of regeneration of parts in Planaria maculata. Biol. Bull. 1900.

Lessona, M.

1867. Sulla riproduzione delle parte in multi animali. Atti della Soc. Ital., X, 1869.

Levy, Oskar.

1906. Entwicklungsmechanische Studien am Embryo von Triton taeniatus. I. Orientierungsversuche. Arch. f. Entw.-Mech., XX, 1906.

1906. Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklung. Ibid., XXI, 1906.

Lillie, F. R.
1896. On the smallest Parts of Stentor capable of Regeneration. Journ. Morph., XII, 1896.
1900. Some Notes on Regeneration and Regulation in Planarians. Amer. Naturalist, XXXIV, 1900.
1901. Notes on Regeneration and Regulation in Planarians. Amer. Journ. Physiol., VI, 1901.

Lillie, F. R., and Knowlton, F. P.
1897. On the Effect of Temperature on the Development of Animals. Zool. Bull., I, 1897.

Loeb, J.
1891. Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. I. Über Heteromorphose. Würzburg 1891.
1892. Untersuchungen usw. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg 1892.
1892. Investigations in Physiological Morphology. III. Experiments on Cleavage. Journ. Morph., VII, 1892.
1894. On Some Facts and Principles of Physiological Morphology. Biol. Lect., Woods Holl, in 1893, 1894.
1894. Über eine einfache Methode, zwei oder mehr zusammgewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. Arch. f. d. ges. Phys., LV, 1894.
1894. Über die Grenzen der Teilbarkeit der Eisubstanz. Ibid., LIX, 1894.
1895. Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1895.
1895. Bemerkungen über Regeneration. Ibid., II, 1895.
1896. Über den Einfluß des Lichts auf Organbildung bei Tieren. Arch. f. d. ges. Phys., LXIII, 1896.
1896. Hat das Zentralnervensystem einen Einfluß auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Arch. f. Entw.-Mech., IV, 1896.
1897. Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Arch. f. d. ges. Phys., LXVI, 1897.
1898. On Egg-Structure and the Heredity of Instincts. Monist., VIII, 1898.
1898. Assimilation and Heredity. Ibid.
1899. Über die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Arch. f. Entw.-Mech., VIII, 1899.
1899. Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Ibid.
1900. On the Transformation and Regeneration of Organs. Am. Journ. of Physiol., IV, 1900.
1906. Über den Einfluß der Hydroxyl- und Wassertoffionen auf die Regeneration und das Wachstum der Turbellarien. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 101, H. 7/8, p. 340—348.

Loeb, L.
1897. Über Transplantation von weißer Haut auf einen Defekt in schwarzer Haut und umgekehrt am Ohr des Meerschweinchens. Arch. f. Entw.-Mech., VI, 1897.
1898. Über Regeneration des Epithels. Ibid., 1898.
1899. An Experiment-Study of Transformation of Epithelium to Connective Tissue. Medicin, 1899.
1902. Über das Wachstum des Epithels. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
1902. On the Growth of Epithelium in Agar etc. Journ. f. Med. Research., VIII, 1902.

Lothrop, Harriet E.
1890. Über Regenerationsvorgänge im Eierstock. Dissertation. Zürich 1890.

Lugaro.
1904. Una prova decisiva nella questione della rigenerazioni dei nervi. 12. Congresso di Soc. freniatr. Ital. in Genova 1904.

Maas, O.
1901. Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1901.
1901. Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82.

Maas, O.
1903. Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden 1903.
1905. Entwicklungsmechanische Studien an Schwämmen. Compt. rend. des séances du 6. Congrès intern. de Zool. Berne 1904. Ersch. Bâle 1905.

McIntosh, W. C.
1870. Notes on the Development of Lost Parts in the Nemerteans. Journ. Linn. Soc., X, 1870.
1873—74. British Marine Annelids, 1873—74.

Mall, F. P.
1896. Reversal of the Intestine. Johns Hopkins Hospital Reports, I, 1896.

Manicastri, N.
1893. La rigenerazione di parti laterali delle code di larve di Anuri. Monit. zool. Ital. Anno 14, 1903, No. 12.
1893. Osservazioni sulla rigenerazione e sull' accrescimento delle code delle larve di Anuri. Ibid.

Marenghi, G.
1898. Die Regeneration der Nervenfasern nach dem Nervenschnitt. Med. Ges. zu Pavia. Zentralbl. f. allg. Path. u. path. Anat., 1898. Gazz. med. lombarda, No. 22—24.

Marenzeller, F. von.
1879. Die Aufzucht des Badeschwamms aus Teilstücken. Verh. d. zool.-bot. Ges. Wien, XXXVIII, 1879.

Martinotti.
1890. Über Hyperplasie und Regeneration der drüsigen Elemente in Beziehung auf ihre Funktionsfähigkeit. Zentralbl. f. allg. Pathol., I, 1890.

Martins, E. von.
1866. Über ostasiatische Echinodermen. Arch. f. Naturgesch., L, 1866.
1884. Über das Wiedererzeugungsvermögen bei Seesternen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1884.

Mathews, A. P.
1903. Electrial Polarity in the Hydroids. Amer. Journ. Physiol., VIII, 1903.

Maximow, A.
1900. Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Eierstocksverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Eierstocksgewebes. Arch. f. path. Anat. u. Entw., Bd. 160, 1900.

Mayer, A. G.
1902. The Atlantic Palolo. Sc. Bull. Brooklyn Inst. Arts and Sciences, I, 1902.

Mayer, C.
Reproductionsvermögen und Anatomie der Naiden. Verh. d. nat. Vereins d. Rheinlande, XVI.

Mazza, F.
1890. Sulla rigenerazione della pinna caudale in alcune pisci. Estratto d. Att. Soc. ligust. di scienze natur. Vol. 1, Fasc. 4, 6 Stn.

Mehély, L.
1902. Über das Entstehen überzähliger Gliedmaßen. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, XX, 1902.

Mehnert, E.
1900. Transplantation, Regeneration u. Involution. Jahresber. d. Anat. u. Entwickl. Jena 1900.

Meister, v.
1891. Über Regeneration der Leberdrüse nach Entfernung ganzer Lappen u. über die Beteiligung der Leber an der Harnstoffbildung. Aus Prof. W. Podwyssoskis jun. Laboratorium f. allg. Pathologie in Kiew. Vorläufige Mitteilung. Zentralbl. f. allg. Pathologie, 1891.

Michel, A.

1898. Recherches sur la régénération chez les Annelides. Bull. Sc. de la France et Belg., XXXI, 1898.
1896. Sur le bourgeon de régénération chez les Annélides. Elaborat. d'Evolution. Sorbonne Paris. Compt. rend. des séances de l'Academie de Sc. Paris 1896.
1897. De la formation de l'anus dans la régénération caudale des Annélides. Compt. Rend. Soc. biol., Paris, Tome 4, p. 730—733.
1897. Sur l'origine ectodermique du bourgeon de régénération caudale des annélides. Compt. Rend. Soc. biol., Paris.

Mingazzini, P.

1891. Sulla rigenerazione nei Tunicati. Boll. Soc. Napoli, V, 1891.

Minor, C.

The natural and artificial section in some Chaetopod Annelids. (Nach Bülow. Datum ?)

Monti, R.

1900. Studi sperimentali sulla Rigenerazione nei Rabdoceli marini. Rendiconti d. R. Inst. Lomb. (Ser. II), XXXIII, 1900.
1900. La rigenerazione nelle Planarie marine. Mem. R. Inst. Lomb., XIX, 1900.

Morgan, T. H.

1893. Experimental Studies on the Teleost Eggs. Anat. Anz., VIII, 1893.
1893. Experimental Studies on Echinoderm Eggs. Ibid., IX, 1893.
1893. The Formation of the Embryo of the Frog. Ibid., IX, 1893.
1895. A Study of Metamerism. Q. J. Micr. Sc., XXXVII, 1895.
1895. Half-Embryos and Whole-Embryos from one of the first two Blastomeres of the Frogs Egg. Anat. Anz., X, 1895.
1895. A Study of a Variation in Cleavage. Arch. f. Entw.-Mech., II, 1895.
1895. Studies of the »Partial« Larvae of Sphaerechinus. Ibid., II, 1895.
1895. The Fertilization of non-nucleated Fragments of Echinoderm-Eggs. Ibid., II, 1895.
1896. The Number of Cells in Larvae from Isolated Blastomeres of Amphioxus. Ibid., III, 1896.
1897. Regeneration in Allolobophora foetida. Ibid., V, 1897.
1897. The Development of the Frogs Egg. New York 1897.
1898. Developmental Mechanics. · Science. N. S., VII, 1898.
1898. Experimental Studies of the Regeneration of Planaria maculata. Arch. f. Entw.-Mech., VIII, 1898.
1898. Regeneration and Liability to Injury. Zool. Bull., I, 1898.
1899. Regeneration of Tissue composed of Parts of two Species. Biol. Bull., I, 1899.
1899. Regeneration in the Hydromedusa, Gonionemus vertens. American Naturalist, XXXIII, 1899.
1899. A Confirmation of Spallanzanis Discovery of an Earthworm regenerating a Tail in place of a Head. Anat. Anz., XV, 1899.
1899. Further Experiments on the Regeneration of Tissue composed of Parts of Two Species. Biol. Bull., I, 1899.
1899. Some Problems of Regeneration. Biological Lectures, Woods Holl (1898), 1899.
1900. Further Experiments on the Regeneration of the Appendages of the Hermit-Crab. Anat. Anz., XVII, 1900.
1900. Regeneration: Old and New Interpretations. Biological Lectures, Woods Holl (1899), 1900.
1900. Regeneration in Bipalium. Arch. f. Entw.-Mech., IX, 1900.
1900. Regeneration in Planarians. Ibid., X, 1900.
1900. Regeneration in Teleosts. Ibid., X, 1900.
1901. Regeneration in Tubularia. Ibid., XI, 1901.
1901. The Problem of Developpment. International Monthly, 1901.
1901. The Factors that determine Regeneration in Antennularia. Biol. Bull., II, 1901.
1901. Regeneration of Proportionate Structures in Stentor. Ibid., II, 1901.
1901. Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entw.-Mech., XII, 1901.

Morgan, T. H.

1902. Regeneration in the Egg, Embryo and Adult. Amer. Naturalist, XXXV, 1901.
1902. The Reflexes Connected with Autotomy in the Hermit-Crab. Amer. Journ. Physiol., V, 1902.
1902. Regeneration of the Appendages of the Hermit-Crab and Crayfish. Anat. Anz., XX, 1902.
1902. The Internal Influences that determine the relative size of double structures in Planaria lugubris. Biol. Bull., III, 1902.
1902. Further Experiments on the Regeneration of Tubularia. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
1902. The Dispensibility of Gravity in the Development of the Toads Egg. Anat. Anz., XXI, 1902.
1902. The Relation between normal and abnormal Development of the Embryo of the Frog as Determined by Injury to the Yolk-Portion of the Egg. Arch. f. Entw.-Mech., XV, 1902.
1902. Experimental Studies of the Internal Factors of Regeneration in the Earthworm. Ibid., XIV, 1902.
1902. Further Experiments on the Regeneration of the tail of Fishes. Ibid., XIV, 1902.
1903. Some Factors in the Regeneration of Tubularia. Ibid., XVI, 1903.
1903. The Gastrulation of the Partial Embryos of Sphaerechinus. Ibid., XVI, 1903.
1903. The Hypothesis of Formative Stuffs. Bull. Torrey Bot. Club, 1903.
1903. The Control of Heteromorphosis in Planaria maculata. Arch. f. Entw.-Mech., XVII, H. 4, p. 683—695.
1903. Regeneration of the Leg of Amphiuma. Biol. Bull., Vol. V, 1903.
1903—05. The relations between normal and abnormal Development in the Embryo of the Frog. I—X, Arch. f. Entw.-Mech., XVI—XIX.
1904. Regeneration of heteromorphic Tails in posterior Pieces of Planaria simplicissima. Journ. of Exp. Zool., Vol. I.
1904. Germ-Layers and Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech., XVIII, 1904.
1904. An Analysis of the Phenomena of Organie Polarity. Science, XX, 1904.
1905. Polarity considered as a Phenomenon of Gradation of Materials. Journ. Exp. Zool., II, 1905.
1905. An Attempt to analyze the Phenomena of Polarity in Tubularia. Ibid., I, 1905.

Morgan, T. H., and Tsuda, Umé.

1893. The Orientation of the Frogs Egg. Q. J. Micr. Sc., XXXV, 1893.

Morgan, T. H., and Davis, S. E.

1902. The Internal Factors in the Regeneration of the tail of Tadpols. Arch. f. Entw.-Mech., XV, 1902.

Morgan, T. H., and Stevens, N. M.

1904. Experiments on Polarity in Tubularia. Journ. Exp. Zool., I, 1904.

Morgan, T. H., and Dunon, G. C.

1904. An Examination of the Problem of Physiological »Polarity« and Electrical Polarity in the Earthworm. Ibid., I, 1904.

Morgan, L. V.

1905. Incomplete anterior regeneration in the absence of the brain in Leptoplana littoralia. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. Woods Holl Mass., Vol. 9, No. 3, 1905.
1906. Regeneration of grafted pieces of Planarians. Journ. of Exp. Zool., III, 1906.

Moszkowski, M.

1902. Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60, 1902.
1902. Zur Frage des Urmundschlusses bei Rana fusca. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte, Bd. 60, 1902.
1903. Zur Analysis der Schwerkraftwirkung auf die Entwicklung des Froscheies. Ibid., Bd. 61, H. 3, p. 317—385.
1903. Hans Drieschs organische Regulation. Biol. Zentralbl., XXV, 1903.

Moynier de Villepoise.
1893. Sur la réparation de la coquille chez Helix aspera. Bull. Soc. Zool. France, p. 30—31, No. 1.

Müller, Erik.
1896. Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Tritonen. Arch. f. mikr. Anat., XLVII, 1896.

Müller, Ernst.
1896. Über die Abstoßung und Regeneration des Eidechsenschwanzes. Jahrh. d. Ver. f. Naturk. Stuttg., LII, 1896.

Müller, Fr.
1880. Haeckels biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder. Kosmos. VIII, 1880—81.
1894. Über das Wiederwachsen (Regeneration) von Körperteilen. Jahresb. d. Ver. f. vaterl. Naturk. in Württemberg. Jahrg. LI und LVI, 1894.

Müller, G. W.
1898. Ein Fall von Selbstverstümmelung bei einem Ostracoden. (Philomedes brenda.) Mitteil. d. naturh. Ver. Greifswald, XXIX, 1898.

Müller, H.
1864. Über Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarkes bei Tritonen und Eidechsen. Frankfurt a. M. 1864.

Müller, O. F.
1771. Von Würmern des süßen und salzigen Wassers. 1771.

Nägeli, C. von.
1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.

Nauwerk.
1890. Über Muskelregeneration nach Verletzungen. Jena 1890.
1891. Über Umstülpung der Polypen. Verh. d. anat. Ges. in München, 1891.

Needham, M.
1750. Nouvelles observations microscopiques avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés. Paris MDCCL.

Newport, G.
1844. On the Reproduction of Lost Parts in Myriopoda and Insecta. Phil. Trans., 1844.
1852. On the Impregnation of the Egg of the Amphibians. Ibid., 1852.

Nothnagel.
1886. Über Anpassung und Ausgleichung bei pathologischen Zuständen. Zeitschr. f. klin. Med., 10. u. 11. Bd., 1886.

Notthafft, Frhr. von.
1898. Bemerkungen zu J. Wietings Aufsatz: »Zur Frage der Regeneration der peripherischen Nerven.« Zieglers Beitr., XXIII, 1898, p. 375—376.

Nusbaum, J.
1901. Vergleichende Regenerationsstudien. I. Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen hinteren Körperabschnittes bei Enchytraciden. Polnisches Archiv f. biol. u. med. Wissensch., I, 1901.
1901. Zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei Enchytraciden. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl., XXII, 1901, Nr. 10, p. 292—298.
1904. Vergleichende Regenerationsstudien. II. Über die Regeneration des Vorderteils des Enchytracidenkörpers nach einer künstlichen Operation. Poln. Arch. f. biol. u. med. Wissensch., II, 1904.
1904. Vergleichende Regenerationsstudien. Über die Regeneration der Polychäten Amphiglene mediterranea Leydig und Nerine cirratulus delle Chiagi. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 79. Bd., H. 2, 1904, p. 222—227.

Nusbaum, J., und Sidoriak, S.
1900. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen. Arch. f. Entw.-Mech., X, 1900, p. 645.

Nussbaum, M.

1884. Über spontane und künstliche Zellteilung. Sitz. d. Niederrh. Ges., 1884.
1886. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat., XXVI, 1886.
1887. Über die Teilung usw. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Ibid., XXIX, 1887.
1891. Mechanik des Trembleyschen Umstülpungsversuchs. Ibid., XXXVI, 1891.
1894. Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitzungsb. d. Niederrh. Ges. Bonn 1894.

Oka, A.

1892. Die periodische Regeneration der oberen Körperhälfte bei den Diplosomiden. Biol. Zentralbl., XII, 1892.

Ost, Josef.

1900. Über Regeneration der Antenne bei Onisculus murarius. Zool. Anz., XXIX, 1900.
1901. Ein weiterer Beitrag zur Regeneration der Antennen bei Onisculus murarius. Ibid., XXX, 1901, Nr. 3/4.

Paravicini, G.

1899. Nota sulla rigeneratione della conchiglia di alcuni gasteropodi. Monit. Zool. Ital., X, 1899.

Parke, H. H.

1900. Variation and Regulation of Abnormalities in Hydra. Arch. f. Entw.-Mech., X, 1900.

Parker, E. H.

1899. Longitudinal Fission in Metridium marginatum. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, XXXV, 1899.

Parker, G. H., and Burnett, F. L.

1900. The Reactions of Planarians with and without Eyes to Light. Am. Journ. Physiol., IV, 1900.

Parona, C.

1891. L'Autotomia e la rigeneratione delle appendici dorsale nella Tethys lepornia. Atti della R. Università di Genova, VII, 1891. (Also Zool. Anz., XIV, 1891.)
1900. Sulla dicotomia delle brachia nei Cephalopodi. Atti Soc. Ligust Sc. Nat. Genova, II, 1900.

Pawlow und Sminow.

1889. Regeneration der Pankreasdrüse beim Kaninchen. Wratsch 12. Petersburger med. Wochenschr., 1889.

Peebles, Florence.

1897. Experimental Studies on Hydra. Arch. f. Entw.-Mech., V, 1897.
1898. The Effect of Temperature on the Regeneration of Hydra. Zool. Bull., II, 1898.
1900. Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Arch. f. Entw.-Mech., X, 1900.
1902. Further Experiments in Regenerating and Grafting of Hydroids. Ibid., XIV, 1902.

Pergens, Ed.

1889. Untersuchungen an Seebryozoon. Zool. Anz., XII, 1889.

Perrier, Ed.

1872. Recherches sur l'Anatomie et la Régéneration des Bras de la Comatula rosacea. Arch. Zool. Expérim., II, 1872.
1873. Sur l'Autotomie et la Régénération des Bras de la Comatula. Ibid., II, 1873.

Peters, A.

1889. Über die Regeneration des Endothels der Cornea. Arch. f. mikr. Anat., XXXIII, 1889.

Petrone, A.

1884. Du processus régénérateur sur le poumon, sur la foie et sur le rein. Arch. Ital. I. Biol., V, 1884.

Pflüger, E.
1877. Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Arch. f. d. gesamt. Physiol., XV, 1877.
1883. Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Ibid., XXXI, 1883.
1883. Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryos. Ibid., XXXII, 1883.
1884. Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ibid., XXXIV, 1884.

Phillipeaux, J. M.
1866—67. Experience démontrant que les membres de la salamandre aquatique (Triton cristatus) ne se régénèrent etc. Compt. Rend. d. l'Acad. de Science, 1866—67.
1867. Sur la régénération des membres chez l'Axolotl (Siren pisciformis). Ibid., 1867.
1874. Note sur les résultats de l'exstirpation complète d'un des membres antérieurs sur l'Axolotl et sur la salamandre aquatique. Gaz. Méd. de Paris, 1874.
1876. Expériences montrant que les mamelons exstirpés sur de jeunes Cochons d'Inde ne se régénèrent point. Compt. Rend. de l'Acad. 8 Fev. 1876.
1876. Les membres de la salamandre aquatique bien exstirpés ne se régénèrent point. Compt. Rend. de l'Acad., LXXXII, No. 20, 1876.
1879. Note sur la régénération de l'humeure vitrée chez les animaux vivants, lapins, cochons d'Inde. Gaz. Méd. de Paris, 1879.
1879. Sur le rétablissement de la vue chez les cochons d'Inde après l'éxtraction des humeurs vitrés et cristallins. Ibid., 1879.
1880. Note sur la production de l'oeil chez la salamandre aquatique. Ibid., 1880.

Piana, G.
1893. Polidactilia acquisita e code sopranumerarie nelle lacertole. Ricerche fatti nel labr. di anat. norm. della R. universita Roma ed in altri labor. biol. v. 10, Fass. 3, 1893.
1894. Ricerche sulla polidactilia acquisita determinata sperimentale nei tritoni e sulla coda supernumera nelle lacertole. Ric. Lab. di Anat. norm. di Roma, IV, 1894.

Plinius, Secundus.
77. Historia mundi. Lib. XXXVII, Lib. XI.

Podwyssoski, W.
1886. Experimentelle Untersuchungen über Regeneration des Lebergewebes. Zieglers Beiträge, I, 1886.
1887. Experimentelle Untersuchungen über Regeneration der Drüsengewebe. Ibid., II, 1887.
1887. Die Gesetze der Regeneration der Drüsenepithelien unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Fortschritte der Medizin, 1887.
1888. Über die Regeneration der Leber, der Niere, der Speichel- und Maibomschen Drüsen unter pathologischen Bedingungen. Ibid., 1888.

Ponfick, E.
1890. Über Rekreation der Leber. Verh. d. X. Intern. Pathol. Kongresses zu Berlin, II, 1890.
1890. Über die Vorgänge, welche sich im Innern der Leber nach Ausrottung des größeren Teiles der Drüse entwickeln. Zentralbl. f. allg. Path., V, 19, 1890, p. 849.

Porta, Jo. Baptista.
1650. Magiae naturalis libri viginti. Rhotomagi MDCL, Lib. II, cap. XVIII.

Potter, M. C.
1896. Note on some experiments on finger and toe. Reprinted from the Journal of the Newcastle Farmers-Club, 1896.

Prentiss, E. W.
1901. A case of incomplete Duplication of Parts and apparent Regulation in Nereïs Vireus. Amer. Naturalist, XXXV, 1901.

Preyer, W.
1886. Über die Bewegungen der Seesterne. Mitt. d. zool. Stat. Neapel, VII, 1886—87.

Prowazek, S.
1901. Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. Arb. a. d. zool. Inst. Wien, XIII, 1901.
1901. Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl., XXI, 1901.
1901. Transplantations- und Protoplasmastudien an Bryopsis plumosa. Ibid., XXI, 1901.

Przibram, H.
1896. Regeneration bei den Krustaceen. Zool. Anz., XIX, 1896.
1899. Die Regeneration bei den Krustaceen. Arb. d. zool. Inst. in Wien, II, 1899.
1900. Experimentelle Studien über Regeneration. Biol. Zentralbl., XX, 1900.
1902. Experimentelle Studien über Regeneration. (Zweite Mitteilungen: Krustaceen.) Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
1902. Regeneration. Ergebnisse der Physiologie, I, 1902.
1902. Beobachtung über adriatische Hummer im Aquarium. Zool. Anz., XXV, 1902.
1903. Experimentelle Biologie der Seeigel. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. II. Echinodermen. 1903.
1905. Die Heterochelie bei dekapoden Krustaceen, zugleich experimentelle Studien über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech., XIX, 1905.
1905. Quantitative Wachstumstheorie der Regeneration. Zentralbl. f. Physiol. (Verh. d. morph.-phys. Ges.) Wien, XIX, 1905.

Pugnat, Amédée.
1900. Note sur la régénération experimentale de l'ovaire. Extrait de comptes rendus des séances de la Société de Biologie. Séance du 17 mars 1900.

Putnam, F. W.
1876. On some of the Habits of the Blind Crayfish (Cambarus pellucidus) and Reproduction of lost parts. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., XVIII, 1876.

Quatrefages, A.
1865. Histoire naturelle des Annélées. I, p. 116, 1865.

Rahes, O.
1901. Über Transplantationsversuche an Lumbriciden. Biol. Zentralbl., XXI, 1901.
1902. Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.

Rand, H. W.
1899. Regeneration and Regulation in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech., VIII, 1899.
1899. The Regulation of Graft-Abnormalities in Hydra. Ibid., IX, 1899.
1905. The Behaviour of the Epidermis of the Earthworm in Regeneration. Ibid., 1905.

Randolph, Harriet.
1892. The Regeneration of the Tail in Lumbriculus. Journ. Morph., VIII, 1892.
1897. Observations and Experiments on Regeneration in Planaria. Arch. f. Entw.-Mech., V, 1897.

Rankin, D. R.
1857. On the Structure and Habits of the Slowworm (Anguis fragilis Linn.). Edinburgh New Philos. Journ. (N. S.), V, 1857.

Rauber, A.
1880. Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbeltieren. Morph. Jahrb., I—III, V, 1879. IV—V. Bd., 1880.
1895. Die Regeneration der Krystalle, I. Leipzig 1895.
1896. Die Regeneration der Krystalle, II. Leipzig 1896.

Raymond, W. J.
1890. Why does Prophydaon shed its tail? Nautilus, XL, 1890.

Réaumur, R. A. de.
1712. Sur les diverses Reproductions. Mem. d. l'Acad. d. Science, 1712.
1742. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Tome VI (Préface) 1742.

Reeker, K.
1900. Transplantations- und Regenerationsversuche an Regenwürmern. Zusammenfassendes Referat. 26. Jahresber. d. zool. Sekt. Westf. Provinz-Ver, p. 47—54, 1900.

Reinke, F.
1902. Die Regeneration der Linse und ihr Verhältnis zum Zweckbegriff. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Rostock 1902.
Reinke, J.
1901. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
1901. Bemerkungen z. O. Bütschlis »Mechanismus und Vitalismus«. Berlin 1901.
Rengel, C.
1898. Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXII, 1898.
Rhumbler, L.
1902. Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschr. f. allg. Physiologie, II, 1902.
Ribbert, H.
1889. Über Regeneration und Entzündung der Lymphdrüsen. Zieglers Beitr. zur path. Anatomie, VI, 1889.
1891. Über die Regeneration der Mammella nebst Bemerkungen über ihre Entstehung. Arch. f. mikr. Anat., XXXVII, 1891.
1894. Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und Regeneration. Ibid., I, 1894.
1897. Über Veränderungen transplantierter Gewebe. Ibid., VI, 1897.
1897. Über Rückbildung an Zellen und Geweben und über die Entstehung der Geschwülste. Bibl. med. Abt. C., 1897.
1898. Über Veränderungen der abnorm gekrümmten Schwanzwirbelsäule des Kaninchens. Arch. f. Entw.-Mech., VI, 1898.
1898. Über Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Ibid., VII, 1898.
Ridewood, W. E.
1898. On the skeleton of Regenerated Limbs of the Midwife Toad (Alytes obstetricans). Proc. Zool. Soc. London 1898.
Rievel, H.
1896. Die Regeneration des Vorderdarms und Enddarms bei einigen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXII, 1896.
Riggenbach, E.
1901. Beobachtungen über Selbstverstümmelung. Zool. Anz., XXIV. 1901.
Ritter, W. E., and Congdon, E. M.
1900. On the Inhibition by Artificial Section of the Normal Fission Plane in Stenostoma. Proc. California Acad. Science, II, 1900.
Robertson, A.
1900. Studies in Pacific Coast. Entoprocta. Proc. California Acad. Science, II, 1900.
Rörig.
1900. Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. Arch. f. Entw.-Mech., X, XI, 1900.
Röthig, P.
1898. Über Linsenregeneration. Inaug.-Diss. Berlin 1898.
Roux, W.
1883. Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.
1885. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. I. Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biologie, XXI, 1885.
1884. II. Über die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztl. Zeitschr., 1884.
1885. III. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Ibid., 1885.
1887. IV. Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. f. mikr. Anat., XXIX, 1887.
1888. V. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln usw. Virchows Arch., CXIV, 1888.
1891. VI. Über die morphologische Polarisation von Eiern und Embryonen durch den elektrischen Strom. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, CI, 1891.
1890. Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Wien 1890.

Roux, W.
1892. Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. d. Anat. Ges. Wien 1892.
1893. Über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte, II, 1893.
1893. Über die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centralbl., XIII, 1893.
1894. Über den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1894.
1895. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik. Leipzig 1895.
1895. Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1895.
1895—96. Über die Bedeutung von neuen Versuchen an gefurchten und ungefurchten Ctenophoreneiern. II, 1895—96.
1896. Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen usw. Ibid., III, 1896.
1896. Über die Bedeutung »geringer« Verschiedenheiten der relativen Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Ibid., IV, 1896.
1896. Zu H. Drieschs »Analytischer Theorie der organischen Entwicklung«. Ibid., IV, 1896.
1897. Für unser Programm und seine Verwirklichung. Ibid., V, 1897.
1900. Berichtigungen zu O. Schultzes jüngstem Aufsatz über die Bedeutung der Schwerkraft usw. Ibid., X, 1900.
1902. Über die Selbstregulation der Lebewesen. Ibid., XIII, 1902.
1902. Bemerkungen über die Achsenbestimmung des Froschembryos und die Gastrulation des Froscheies. Ibid., XIV, 1902.
1903. Über die Ursachen der Bestimmung der Hauptrichtung des Embryo im Froschei. Anat. Anz., 23. Bd., Nr. 4/5, p. 65—91.

Rowley, H. T.
1902. Histological Changes in Hydra viridis during Regeneration. Amer. Naturalist, XXXVI, 1902.

Ruben, R.
1903. Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech., XVI, 1903.

Ryder, J. A.
1892. Diffuse Pigmentation of the Epidermis of the Oyster due to prolonged Exposure etc. Regeneration of the Shell Proc. Acad. Nat. Sc. Phila., 1892.

Sacerdotti, C.
1896. Über die Regeneration des Schleimepithels des Magendarmkanals bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., XLVIII, 1896.

Sala, L.
1896. Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., 44. Bd., 1895, p. 422.

Saltykow, S.
1901. Neue Versuche über die Vita propria. Nachtrag zu der Arbeit: Über Transplantation zusammengesetzter Teile. Arch. f. Entw.-Mech., XII, 1901, p. 656ff.

Sarasin, P. und F.
1888. Knospenbildung bei Linckia multiflora. Ergebn. d. Naturforschung auf Ceylon, 1884—85. I. Wiesbaden 1888.

Sars, G. O.
1875. Researches on the Structure and Affinity of the Genus Brisinga. Christiana 1875.

Schaper, A.
1898. Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Haben künstlich angelegte Defekte des Zentralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluß auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlarven? Arch. f. Entw.-Mech., VI, 1898.
1904. Über zellproliferatorische Wachstumzentren und deren Beziehung zur Regeneration. Verh. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 76. Versamml. Breslau 1904. II. Teil.

Schiedt, R. R.
1892. Diffuse Pigmentation of the Epidermis of the Oyster due to prolonged exposure to Light. Regeneration of Shell and loss of Adductor Muscle. Proc. Acad. Nat. Sc. Phila., 1892.

Schimkewitsch, W.
1900. Über einen Fall von Heterotopie der Haare. Verh. d. k. Naturf.-Gesellsch. in St. Petersburg, XXX, 1900.
1900. Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXVII, 1900.
1902. Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. II. Die Vögel. Ibid., LXXIII, 1902.
1902. Über den atavistischen Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anz., XXI, 1902.
1904. Experimentelle Untersuchungen an Eiern von Philine aperta (Lam.). Zeitschr. f. wiss. Zool., 83. Bd., 1904.

Schmidt, E. O.
1875. Spongien. Jahresber. d. Komm. f. Untersuchungen der deutschen Meere. Kiel, II, III, 1875.

Schultz, E.
1898. Über die Regeneration von Spinnenfüßen. Trav. Soc. Nat. Petersb., XXIX, 1898.
1899. Aus dem Gebiete der Regeneration. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXVI, 1899.
1901. Über Regeneration bei Polycladen. Zool. Anz., XXIV, 1901.
1902. Über das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Zentralbl., XXII, 1902.
1902. Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool., LXXII, 1902.
1906. Über atavistische Regeneration bei Flußkrebsen. Arch. f. Entw.-Mech., XX, H. 1, p. 76—124, 1906.

Schultze, L. S.
1899. Die Regeneration des Ganglion von Ciona intestinalis L. und über das Verhältnis der Regeneration und Knospung zur Keimblätterlehre. Jen. Zeitschr., XXXIII, 1899.

Schultze, O.
1894. Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1894.
1899. Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwickluug. Arch. f. mikr. Anat., LV, 1899.
1899. Über die Notwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo. Ibid., 1899.

Scudder, S.
1868—69. Proceedings Boston Society of Natural History. XII, p. 99, 1868—69.

Semon, R.
1889. Neubildung der Scheibe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes. Jen. Zeitschr., XXIII, 1889.

Semper, C.
1868. Reisen im Archipel der Philippinen, II. Wiesbaden 1868.
1876. Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, III, 1876.

Siebold.
1828. Observationes quaedam de Salamandris et Tritonis. Diss. Berolini 1828.

Simroth, H.
1877. Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXVIII, 1877.

Snyder, Charles D.
1905. The Effects of destilled Water on Heteromorphosis in a Tabularian Hydroid Terocea. Arch. f. Entw.-Mech., XIX, H. 1, p. 1—15.

Solger, B.
1898. Transplantation, Regeneration und Involution. 1898. Schwalbes Jahresber. d. Anat. u. Entwicklung. Jena 1899.

Spallanzani, L.
1782. Risultati di esperienze sopra la riproduzione della Testa nelle Lumache Terrestri. Memoria di Matematica e Fisica della Societa italiana, I, Verona 1782.
1826. Prodromo di un' opera sopra le riproduzioni animali. Milano 1826.

Spemann, H.
1900. Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzber. d. phys. med. Gesell. Würzburg 1900.
1901. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei, I. Arch. f. Entw.-Mech., XII, 1901.
1901. Über Korrelation in der Entwicklung des Auges. Verh. d. Anat. Gesellsch., 1901.
1902. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei, II. Arch. f. Entw.-Mech., XV. 1902.
1903. Über experimentell erzeugte Doppelbildungen mit zyklopischem Defekt. Zool. Jahrb. Suppl. Festschr. z. 70. Geb. v. A. Weismann, p. 429—470, 1903.
1903. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei, III. Arch. f. Entw.-Mech., XVI, 1903.
1904. Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Intern. Zool.-Kongr. Bern 1904.

Spencer, H.
1876. Die Prinzipien der Biologie. Deutsche Ausg. v. B. Vetter. Stuttgart 1876.

Spengel, J. W.
1893. Monographie der Enteropneusten. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1893.

Stahr, H.
1901. Über das Alter der beiden Chelae von Homarus vulgaris und über die »similar claws« Herricks. Arch. f. Entw.-Mech., XII, 1901.

Steinitz, Ernst.
1906. Über den Einfluß der Elimination der embryonalen Augenblasen auf die Entwicklung des Gesamtorganismus beim Frosche. Arch. f. Entw.-Mech., XX, 1906.

Stevens, N. M.
1902. Notes on Regeneration in Planaria lugubris. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
1902. Regeneration in Tubularia mesembryanthemum. Ibid., XIII, 1902.
1902. Regeneration in Tubularia mesembryanthemum, II. Ibid., XV, 1902.
1902. Regeneration in Antennularia ramosa. Ibid., XV, 1902.
1903. Notes on Regeneration in Stentor coeruleus. Ibid., XVI, 1903.

Stevens, N. M., and Boling, A. M.
1905. Regeneration in Polychaerus caudatus. Journ. Exp. Zool., II, 1905.

Stöhr, Adolf.
1897. Letzte Lebenseinheiten und ihr Verband in einem Keimplasma. Leipzig u. Wien 1897.

Stoltz, A.
1903. Versuche, betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanischen Eingriff oder das Milieu erworbenen Eigenschaften vererben. Arch. f. Entw.-Mech., XV, 1903.

Stone, W.
1896. The Multing of Birds Proc. Acad. Nat. Sc. Phila., 1896.

Strasser, H.
1899. Regeneration und Entwicklung. Berner Rektoratsrede. Jena 1899.

Strassmann, P.
1904. Über Doppelmißbildungen. Berl. klin. Wochenschr. 41. Jahrg., 1904, Nr. 52. Verh. d. Berl. med. Gesellsch.

Studer, Th.
1877. Echinodermen aus dem antarktischen Meere. Monatsber. d. Berl. Akad., 1877.

Talke, L.
1900. Beitrag zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge in den Hautdrüsen der Amphibien. Dissert. Kiel 1900.

Thacher, H. F.
1902. The Regeneration of the Pharynx in Planaria maculata, XXXVI, 1902.
1903. A Preliminary Note on the Absorption of the Hydranths of Hydroid Polyps. Biol. Bull., IV, 1903.
1903. Absorption of Hydranths in Hydroid Polyps. Ibid., V, 1903.

Tizzoni, G.
1883. Experimentelle Studie über die partielle Regeneration und Neubildung von Lebergewebe. Biol. Zentralbl., III, 1883—84.

Tonkoff, W.
1900. Experimentelle Erzeugung von Doppelbildungen bei Triton. Sitzungsber. d. Akad. Berlin 1900, p. 794.
1904. Über die Entwicklung von Doppelbildungen aus dem normalen Ei. Traveaux de la Soc. Imp. des Naturalistes de St. Petersbourg 1904.

Tornier, G.
1896. Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. f. Entw.-Mech., III, 1896.
1897. Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Anz.. XX, 1897.
1897. Übcr Operationsmethoden, welche sicher Hyperdaktylie erzeugen mit Bemerkungen über Hyperdaktylie und Hyperpedie. Ibid., XX, 1897.
1897. Experimentelle Erzeugung von Spaltfingern usw. Sitzungsber. d. Ges. f. Nat.-Freunde. Berlin 1897.
1897. Entstehungsursachen der Poly- und Syndaktylie der Säugetiere. Ibid.
1898. Ein Fall von Polymelie beim Frosch mit Nachweis der Enstehungsursachen. Zool. Anz., XXI, 1898.
1899. Das Entstehen von Körpermißbildungen, bes. Hyperantennie und Hypermelie. Arch. f. Entw.-Mech., IX, 1899—1900.
1900. Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz., XXIII, 1900.
1901. Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. Ibid., XXIV, 1901.
1901. Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Ibid., XXIV, 1901.
1901. Überzählige Bildungen und Bedeutung der Pathologie f. d. Biontotechnik. Verh. d. V. Intern. Kongr. Berlin 1901.
1906. An Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Arch. f. Entw.-Mech., XX, H. 1, 1906.

Torrey, H. B.
1901. Some Facts Concerning Regeneration and Regulation in Renilla. Biol. Bull., II, 1901.

Tower, W. L.
1899. Loss of the Ectoderm of Hydra viridis in the Light of a Projection Microscope. The American Naturalist (p. 505), June 1899.

Towle, Elizabet.
1901. On muscle regeneration in the limbs of Plethodon. Reprint from Biological Bulletin, Vol. II, No. 6. Boston U. S. A. 1901.

Trembley, A.
1774. Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. Leide 1774.

Tytler.
1865. Farbenwechsel, die Häutung und die Regeneration des Schwanzes bei den Ascalaboten. Journ. of the Asiatic Soc. of Bengal, 1865.

Della Valle, A.
1884. Sul Ringiovanimento delle Colonie di Diazona violacea. Rend. Accad. Sc. Napoli, II, 1884.

Varigny, H.
1886. De l'amputation reflexe des pattes chez les crustacés. Rev. Sc., XI, 1886.

Verhoeff, C.
1896. Über Wundheilung bei Carabus. Zool. Anz., XIX, 1896.

Vernon, H. M.
1899. The Effect of Staleness of the Sexual Cells on the Development of Echinoids. Proc. Roy. Soc., LXV, 1899.
1900. Cross-Fertilization among Echinoids. Arch. f. Entw.-Mech., IX, 1900.

Verworn, M.
1888. Biologische Protistenstudien. I. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLVI, 1888.
1889. Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena, I, 1889 und II, 1890.
1889. Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Arch. f. d. ges. Physiol., XLVI, 1889.
1891. Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Ibid., LI, 1891.

Voigt, W.
1899. Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. Bonn 1899.

Vulpian, M. A.
1859. Notes sur les phénomènes de développement qui se manifestent dans la queue de très jeunes embryons de grenouille. Compt. Rend., XLVIII, 1859.
1860. Nouvelles experimentes sur la survie des queues d'embryons de grenouilles etc. Compt. Rend. de la Soc. Biol. Paris (3 Series), I, 1860.
1863. Sur la reproduction des membres chez l'axololotl dans les cas de polydactylie acquise. Bull. Soc. phillom. Paris (6), IV, 1867.

Vulpius, O.
1898. Die Sehnenüberpflanzung bei Lähmungen und Lähmungsdeformitäten am Fuß und insbesondere an der Hand. Berl. klin. Wochenschr., 1898.

Wadsworth, O. F.
1870. The Regeneration of the Epithelium of the Cornea. Boston Med. and Surg. Journal, LXXXIII, 1870.

Wagner, F. von.
1893. Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Zentralbl., XIII, 1893.
1897. Zwei Wörter zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarms bei Lumbriculus. Zool. Anz., XX, 1897.
1900. Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. I. Zool. Jahrb., XIII, 1900.

Wagner, W.
1887. La régénération des organes perdus chez les araignées. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscow 1887.

Watson, J.
1891. On the Redevelopment of Lost Limbs in the Insecta. The Entomologist, XXIV, 1891.

Weismann, A.
1891. Essays on Heredity, Vol. I. Oxford 1891.
1892. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
1894. The Germ-plasm. New York 1894.
1896. Über Germinal-Selektion. Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. Jena 1896.
1897. Regeneration: Facts and Interpretations. Nat. Sc., April 1897.
1899. Tatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz., XV, 1899.
1902. Vorträge über Descendenztheorie. 2. Bd. Jena 1902.
1903. Versuche über Regeneration bei Triton. Ibid., XXII, 1903.

Wendelstadt, H.
1901. Über Knochenregeneration. Arch. f. mikr. Anat., LVII, 1901.

Werber, Isaak.

1905. Regeneration der Kiefer bei der Eidechse Lacerta agilis. Arch. f. Entw.-Mech., XIX, H. 2, 1905.
1905. Regeneration des exstirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer Tenebrio molitor. Ibid.

Werner, F.

1892. Selbstverstümmelung bei Heuschrecken. Zool. Anz., XV, 1892.
1896. Über die Schuppenbildung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitzungsber. d. kais. Akad. in Wien, CV, 1896.

Wetzel, G.

1895. Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr. Anat., XLV. 1895.
1895. Über die Bedeutung der zirkulären Furche in der Entwicklung der Schultzeschen Doppelbildungen von Rana fusca. Ibid., XLVI, 1895.
1896. Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmißbildungen von Rana fusca. Inaug.-Dissert., 1896.
1904. Zentrifugierversuche an unbefruchteten Eiern von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat., 63. Bd., H. 3, p. 636—642, 1904.

Wheeler, W. M.

1896. An Antenniform Extra Appendage in Dilophus tibialis Loew. Arch. f. Entw.-Mech., III, 1896, p. 261 ff.

Whitman, C. O.

1889. The Seat of Formative and Regenerative Energy. Journ. Morph., II, 1889.
1893. The Inadequacy of the Cell Theory of Development. Ibid., VIII, 1893.
1895. Evolution and Epigenesis. Biolog. Lectures at Woods Holl in 1894. Boston 1895.

Wiedersheim, R.

1877. Über Neubildung von Kiemen bei Siren lacertina. Morph. Jahrb., III, 1887.

Wilhelmi, J.

1905. Regeneration und Entwicklung. Ber. d. Senkenberg. naturf. Gesellsch. Frankfurt a. M. 1905.

Wilson, C. B.

1897. Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo under the Influence of Ringer and Salt Solutions. Arch. f. Entw.-Mech., V, 1897.
1900. The Habits and Early Development of Cerebratulus Lacteus. Q. J. Mic. Sc., XLIII, 1900.

Wilson, E. B.

1892. The Cell-Lineage of Nereis. Journ. Morph., VI, 1892.
1893. Amphioxus and the Mosaic Theory of Development. Ibid., VIII, 1893.
1895. On Cleavage and Mosaic Work. Appendix to Crampton. Arch. f. Entw.-Mech., III, 1895.
1896. The Cell in Development and Inheritance. New York and London 1896.
1898. Considerations on Cell-Lineage and Ancestral Reminiscence. New York Acad. Sc., II, 1898.
1901. Experimental Studies in Cytology I. A Cytologial Study of Artificial Parthenogenesis in the Sea-Archiv. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1901.
1902. Experimental Studies in Cytology II. Some Phenomena of Fertilizition and Cell-Division in Etherized Eggs. III. The Effect on Cleavage of Obliteration of the First Cleavage Farrow. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
1903. Notes on Merogony and Regeneration in Renilla. Biol. Bull., IV, 1903.
1903. Experiments on Merogony in Nemertine Eggs, with Reference to Cleavage and Localization. Sc., XVII, 1903.
1903. Merogony and Regeneration in Renilla. Sc., XVII, 1903.
1903. Notes on the Artificial Revenal of Asymmetry in Alpheus. Sc., XVII, 1903.
1903. Experiments on Cleavage and Localization in the Nemertine Egg. Arch. f. Entw.-Mech., XVI, 1903.
1904. Experimental Studies in Germinal Localization I and II. Journ. Exp. Zool., I, 1904.

Winkler, G.
1902. Die Regeneration des Verdauungsapparates bei Rhynchelmis limosella. Sitz.-Ber. d. böhm. Ges. d. Wiss., 1902.

Wirén, A.
1896. Über Selbstverstümmelung bei Carcinus maenas. Festschr. f. Lilligsborg. Upsala 1896.

Wolff, G.
1894. Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwicklung. Biol. Zentralbl., XIV, 1894.
1895. Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech., I, 1895.
1901. Entwicklungsphysiologische Studien. II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Ibid., XII, 1901.
1902. Die physiologische Grundlage von den Degenerationszeichen. Virchows Arch., 169. Bd., 1902.
1902. Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1902.

Wyman, J.
1865. On some experiments on Planaria showing their Power of Repairing Injuries. Proc. Boston of Soc. Nat. Hist., IX, 1865.

Yatsu, N.
1903—04. Experiments on the development of Egg Fragments in Cerebratulus. Biol. Bull., VI, 1903—04.

Zacharias, O.
1886. Über Fortpflanzung durch Spontanquerteilung usw. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLIII, 1886.

Zeleny, C.
1902. A Case of Compensatory Regulation in the Regeneration of Hydroides dianthus. Arch. f. Entw.-Mech., XIII, 1902.
1904. Experiments on the Localization of Developmental Factors in the Nemertine Egg. Journ. Exp. Zool., I, 1904.
1905. The Regeneration of a Double chela in The Fiddler Crab. Biol. Bull., IX, 1905.
1905. Compensatory Regulation. Journ. Exp. Zool., II, 1905.
1905. The Relation of the Degree of Inyaty to the Rate of Regeneration. Ibid., II, 1905.

Ziegler, E.
1891. Über die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Festschrift f. Virchow, II, 1891.

Ziegler, H. E.
1898. Experimentelle Studien über die Zellteilung, I. Die Zerschnürung der Seeigeleier. Arch. f. Entw.-Mech., VI, 1898.
1898. Experimentelle Studien usw., III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Ibid., VII, 1898.
1903. Experimentelle Studien über die Zellteilung, IV. Ibid., XVI, 1903.

Ziegler, K.
1901. Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte, LXI, 1901.

Zoja, R.
1895. Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse. Arch. f. Entw.-Mech., I u. II, 1895.

Zur Strassen, Otto.
1896. Untersuchungen über die Entwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., 47. Bd., 1896, p. 218.
1896. Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech., III, 1896.
1898. Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Ibid., VII, 1898.

Botanische Literatur.

Beyerinck, M. W.
1886. Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886.
1886. Over regeneratie Verschijnschen van gespleten vegetationspuncten van stengels etc. Ned. Kruidk. Arch., 1886.

Brefeld, O.
1877. Die Entwicklungsgeschichte der Basidiomyceten. Bot. Zeit., 1876.
1877. Botanische Untersuchungen. Schimmelpilze, III, p. 69. 1877.

Burns, George P.
1904. Regeneration and its relation to traumatropism. Beihefte z. Bot. Zentralbl., XVIII, Abt. 1, H. 1, 1904.

Cieselski, T.
1872. Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, I; 1872.

Correns, C.
1899. Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
1902. Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XIX, 1902, p. 71.

Darwin, F.
1880. Power of movement in Plants. London 1880.

Dimon, A. G.
1901. Experiments on lutting off parts of the Cotyledons of Pea and Nasturtium seeds. Biol. Bull., II, 1901.

Forest-Heald, F. de.
1898. A Study of Regeneration as exhibited by Mosses. Bot. Gaz., XXVI, 1898.

Goebel, K.
1898. Organographie der Pflanzen. I. Allgemeine Organographie, Jena 1898.
1902. Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., XXII, 1902.
Morphologische und biologische Bemerkungen.
1903. 14. Weitere Studien im Pflanzenreich. Flora, 92. Bd., 1903.
1904. 15. Regeneration bei Utricularia. Ibid., 93. Bd., 1904.
1906. Allgemeine Regenerationsprobleme. Ibid., 95. Bd., 1906.

Hansen, E.
1881. Vgl. Untersuchungen über Adventivbildung bei den Pflanzen. Abh. d. Senkenb. Naturforsch. Ges., XII, 1881.

Heinricher, E.
1899. Über die Regenerationsfähigkeit von Adventivknospen von Cystopteris bulbifera usw. Festschr. f. Schwendener. Berlin 1899.
1900. Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der Cystopterisarten. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., XVIII, 1900.
1902. Zur Kenntnis von Drosera. S.-A. aus der Zeitschr. d. Ferdinandeums. III. Folge, 46. Heft, 1902.

Hildebrand, F.
1892. Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. Bot. Zeitung, 1892.
1898. Die Gattung Cyclamen. Jena 1898.

Klebs, G.
1900. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXV, 1900.
1903. Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Klemm, P.
1894. Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen. Flora oder allg. bot. Zeitschr., 1894.

Knight.
1809. On the Origin and Formation of Roots. Phil. Trans., 1809.

Kny, L.
1889. Umkehrversuch mit Ampelopsis quinquefolia. Berichte d. deutsch. bot. Ges., VII, 1889.

Küster, E.
1903. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

Lindemuth.
1896. Über Bildung von Bulbillen usw. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XIV, 1896.

Lopriore, G.
1895. Über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XIII, 1895.
1896. Über die Regeneration gespaltener Wurzeln. Nova Acta d. K. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturforscher, LXVI. Halle 1896.
1906. Über Regeneration von Wurzeln und Stämmen infolge traumatischer Einwirkungen. Internat. Botanikerkongr. Wien 1906.

Magnus, W.
1903. Experimentell-morphologische Untersuchungen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXI, 1903.
1906. Über Formbildung der Hutpilze. Arch. f. Biontologie, 1906.

Massart, S.
1898. La cicatrisation chez les vegétaux. Mem. l'acad. roy. d. Belgique, LVII, 1898.

Miehe, H.
1901. Über Wanderung des pflanzlichen Zellkernes. Flora, LXXXVIII, 1901.
1905. Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXII, 1905.

Morgan, T. H.
1904. Polarity and regeneration in Plants. Bull. of the Torrly Bot. Club V., 31, 1904.

Nemeç, B.
1905. Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXIII, 1905.
1905. Studien über die Regeneration. Berlin 1905.

Noll, F.
1888. Über den Einfluß der Lage auf d. morphol. Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, III, 1888.
1900. Über die Umkehrversuche mit Bryopsis usw. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1900.

Peters, L.
1897. Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei Helianthus annuus und Polygonum cuspidatum. Diss. Göttingen 1897.

Pfeffer, W.
1893. Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. math. phys. Klasse d. K. Sächs. Akad. d. Wissensch., XX, 1893.
1897—1904. Pflanzenphysiologie, 2 Bde., Leipzig 1897, 1904.

Pischinger.
1902. Über Bau und Regeneration des Assimilationsapparates bei Streptocarpus und Monophyllaea. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, CXI, 1902.

Prantl, K.
1874. Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermen. Arb. d. Würzb. bot. Inst., I, 1874.

Pringsheim, G.
1876. Über vegetative Sprossen der Moosfrüchte. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Juli 1876.

Raciborski, M.
1900. Über die Vorläuferspitze. Flora, 87. Bd., 1900.

Regel, F.
1876. Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., X, 1876.

Reinke.
1904. Über Deformation von Pflanzen durch äußere Einflüsse. Bot. Zeitung, 1904.
Sachs, J.
1880. Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, II, 1880—82.
1887. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887. Darin weitere Literatur des Verf.
1893. Physiologische Notizen, I. Flora 1893.
Schostakewitsch.
1894. Über Regeneration usw. bei Lebermoosen. Flora, Ergänzungsband, 1894.
Simon, S.
1904. Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Pringsh. Jahrb., XL, 1904.
Spalding, V. M.
1894. The taumatropic curvature of Roots. Ann. of Botany, VIII, 1894.
Stahl, E.
1876. Über künstlich hervorgerufene Protonemabildungen an dem Sporogonium der Laubmoose. Bot. Zeitung, 1876.
Stingl.
1905. Untersuchungen über Doppelbildungen und Regeneration bei Wurzeln. Österr. bot. Zeitschr., LV, 1905.
Straßburger, E.
1895. F. Noll, H. Schenk und A. W. Schimper, Lehrb. d. Botanik. 2. Aufl. Jena 1895.
van Tieghem.
1876. Nouvelles observations sur le dévelopment du fruit etc. Bulletin de la Soc. bot. de France, t. XXIII, 1876.
Tittmann, H.
1895. Physiologische Untersuchungen über Callusbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVIII, 1895.
Tobler, F.
1902. Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XX, 1902.
1904. Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXIX, 1904.
Vöchting, H.
1877. Über die Teilbarkeit und die Wirkung innerer und äußerer Kräfte auf die Organbildung in Pflanzenteilen. Arch. f. d. ges. Physiol., XV, 1877.
1878. Über Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn 1878 u. 1884.
1885. Über die Regeneration der Marchantieen. Jahrb. f. wiss. Botanik, XVI, 1885.
1887. Über die Bildung von Knollen. Bibliotheca Botanica No. 4. Cassel 1887.
1892. Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
1894. Über die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des Helianthus tuberosus und Hel. annuus. Sitzungsber. d. k. pr. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Juli 1894.
1902. Über die Keimung der Kartoffelknollen. Sep.-Abdruck a. d. bot. Zeitg. 1902, H. 5.
de Vries, H.
1889. Intrazellulare Pangenesis. Jena 1889.
Wakker, J. H.
1885. Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Acad. Proefschrift. Amsterdam 1885.
Winkler, H.
1900. Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei Bryopsis. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXV, 1900.
1900. Über Merogonie und Befruchtung. Ibid., XXXV, 1900.
1902. Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyklamenarten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XX, 1902.
1903. Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von Torenia asiatica. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXI, 1903.
1905. Über die regenerative Sproßbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von Passiflora coerulea L. Ber. d. deutsch. bot. Ges., XXIII, 1905.

Autorenregister.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.







